



TITLE:

動物の成長・肥育過程における血液脂質成分の変化と脂肪蓄積との関係に関する研究(Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

北川, 政幸

CITATION:

北川, 政幸. 動物の成長・肥育過程における血液脂質成分の変化と脂肪蓄積との関係に関する研究. 京都大学, 1991, 農学博士

ISSUE DATE:

1991-01-23

URL:

<https://doi.org/10.11501/3052617>

RIGHT:

動物の成長・肥育過程における
血液脂質成分の変化と脂肪蓄積
との関係に関する研究

北 川 政 幸

1990

動物の成長・肥育過程における
血液脂質成分の変化と脂肪蓄積
との関係に関する研究

北川 政幸

昭和64年12月19日 1990

昭和64年12月19日 昭和64年12月19日

昭和64年12月19日 昭和64年12月19日

目 次

第 1 章	緒 論	1
第 2 章	肥育過程における肉用牛の血液脂質成分の変化と 脂肪蓄積との関係	5
第 1 節	結 言	5
第 2 節	血液の採取条件と血液脂質成分との関係	6
第 3 節	品種の異なる肉用牛の血液脂質成分の変化	12
第 4 節	肥育パターンを異にする肉用牛の血液脂質成分 の変化	29
第 5 節	摘 要	38
第 3 章	成長に伴うラットの血液脂質成分の変化と 脂肪蓄積との関係	41
第 1 節	結 言	41
第 2 節	血清リパーゼ活性と肝臓からの脂質搬出量 の測定法について	42
第 3 節	成長に伴う体組成および蓄積脂肪の変化	52
第 4 節	成長に伴う血液脂質およびそれに関連する 血液成分の変化	72

第5節	摘 要	81
第 4 章	各種動物の血液脂質およびそれに関連する 血液成分の比較	84
第1節	緒 言	84
第2節	血液脂質濃度およびリポ蛋白-脂質の分布における 動物種による差異	85
第3節	ヤギとラットの血液脂質およびそれに関連する 血液成分の比較	95
第4節	摘 要	106
第 5 章	総括と結論	108
謝 辞	114
引 用 文 献	115

第 1 章 緒 論

動物体を構成する主要な組織は一般には、脳と神経組織、骨、筋肉、脂肪組織の順に發育し、化学的組成の上からは成長過程での蛋白質と灰分の割合の変化よりも、水分の減少と脂肪の増加が著しいことが知られている。脂肪組織の發育にも部位によってある程度の順序があり内臓脂肪、筋間脂肪、皮下脂肪、筋肉内脂肪の順に脂肪の蓄積がみられる。

わが国における肉用牛は元来、役肉用牛として農業生産と結びついて大きな役割を果たしてきた。このばあい肥育は成熟した素牛を用いているのが特徴であり、比較的短い期間に脂肪を付着させるだけのものであった。1950年代に入ると農業の近代化のなかで、肉用牛は役肉兼用から肉専用へと転換が図られるとともに肥育様式も変化し、離乳後に出荷される子牛を素牛として用いることにより、従来の育成過程が肥育期間に含まれるいわゆる育成肥育が主体となった。一方酪農の副産物である乳用種雄子牛は生後1週間以内に屠殺され、加工原料肉用として利用されていたが、1960年代中頃からの高度経済成長期に、食肉需要の急速な増加に対応するため、乳用種雄子牛の育成肥育による利用が急速に拡大し、今日にいたっている。

肉用牛の肥育に伴う脂肪蓄積の過程については解剖学的手法を用いて枝肉構成の面から研究され、脂肪がもっとも変動の大きい組織であり、脂肪の割合は月齢、品種、栄養水準など種々の要因によって影響されることが明らかにされている(Berg and Butterfield, 1976)。このうち月齢による枝肉構成の変化がわが国では黒毛和種(山崎ら, 1972)、ホルスタイン種(竹下ら, 1975)および日本短角種(竹下ら, 1981)の去勢雄牛を用いて調べられ、腎臓周囲脂肪、筋間脂肪および皮下脂肪などの枝肉脂肪の割合は24ヶ月齢以降では、いずれの品種とも枝肉の30%以上に達することが報告されている。枝肉の皮下脂肪と腹腔内脂肪は肉の保存性に関与し、筋肉内脂肪は「みば」への貢献や、肉の「風味」「多汁性」「柔らかさ」などとの関連性から、肉質および肉の嗜好性に影響すると考えられており(並河, 1972)、蓄積脂肪の量と分布が枝肉の価値の評価には重要である。一方脂肪が赤肉生産に比べてエネルギー的に効率が悪いこと、過剰な脂肪は枝肉や小売肉からトリムされるため、赤肉生産の割合を減らすことな

どから、過剰な脂肪の蓄積は牛肉の生産効率の低下をもたらす。このように肉用牛における脂肪蓄積が枝肉の価値と肉生産効率とに深く関わっていることから、枝肉や牛肉の質を保持しつつ、できるだけ余分な脂肪の蓄積を抑えることが合理的かつ効率的な牛肉生産を行なう上ではきわめて重要である。

しかしながら肉用牛の脂肪蓄積と関連して脂肪細胞の数と容量や脂肪合成、脂肪分解、リポ蛋白リパーゼなどの脂肪代謝に蓄積脂肪の部位、品種、栄養水準などにより差のみられることが明らかにされているが(Hood and Allen, 1973, 1975, 1978; Martin and Wilson, 1974; Pothoven et al., 1975; Scott and Prior, 1980; Truscott et al., 1983a; Mills et al., 1989)、肥育過程での脂肪代謝の変化については脂肪合成と脂肪分解の活性が検討されているだけであり、脂肪の蓄積を調節する機構についていまだ解明されるまでにはいたっていない。たとえば酢酸、乳酸などからの脂肪組織の脂肪酸合成が肥育過程で測定された報告によると、肥育中期以降の脂肪蓄積が進むと思われる時期に、単位組織重量と蛋白質当たりの活性は減少する傾向がみられるが(Pothoven and Beitz, 1973; Pothoven et al., 1975)、脂肪細胞当たりの活性については増加するばあい(Whitehurst et al., 1981)と減少するばあい(Smith et al., 1984)とが観察され、活性の表示法によっても異なるし、同じ表示法で比べたばあいでも異なる結果が得られることがある。肥育過程における脂肪細胞の数と容量の変化についても様相の異なる報告がみられるが、皮下脂肪、筋間脂肪などで細胞容量がある一定の大きさに達すると、細胞数が新たに増加すること(Robelin, 1981; Truscott et al., 1983a)からは、細胞数の増加が前駆脂肪細胞に脂肪が蓄積することによって新たに細胞として認識されるようになるのか、あるいは脂肪細胞の新たな発生がみられるのかは明確でないものの、発育初期に存在する脂肪細胞数によって、肥育が進んだ段階での脂肪の蓄積が制限されることはないと考えられている(Vernon, 1986)。

一方ラットの成長過程での脂肪蓄積と関連した脂肪細胞の数と容量、脂肪代謝についての研究の集積は肉用牛に比べるとはるかに多い。性成熟後の脂肪組織の発育は当初脂肪細胞の容量が増加するだけであり、細胞数は変化しないと考えられたが(Stern and Greenwood, 1974)、その後精巢上体脂肪、腎臓周囲脂肪において、成長に伴い脂肪細胞の数が増加することが観察され(Stiles et

al.,1975;Bertrand et al.,1978,1980a;Faust et al.,1978)、また組織培養によって成熟脂肪細胞が脱分化する可能性も示唆された(Roncari and Van,1978)ことから、細胞容量が限界に達すると、脂肪細胞の新たな発生がみられることによって細胞数は増加すると考えられている(Cryer,1982)。脂肪代謝についてはほぼ12ヶ月齢までの雄ラットを用いておもに、精巣上体脂肪の脂肪合成、脂肪分解、リポ蛋白リパーゼの成長に伴う変化の面から研究されている。脂肪組織の代謝活性はこれまで単位組織重量、蛋白質、DNA、脂肪細胞、脂肪組織当たりなど種々の表示法が用いられているが、他の組織とは異なり脂肪組織は容量の変動が大きい、脂肪の蓄積程度の異なるステージで活性を比較するばあいには、組織全体の活性をよく反映する細胞当たり、あるいは組織当たりを用いる方が良いと考えられている(奥田と藤井,1975;Hood,1982)。このためこれらの表示法が用いられた報告から脂肪代謝の変化をみると、成長過程で脂肪酸の de novo合成は減少するが、glyceride-glycerol合成は減少しないこと(DiGirolamo et al.,1974;Holm et al.,1975; Olefsky,1977; Francendese and DiGirolamo,1981;Jamdar et al.,1986)、ホルモン刺激のない条件での脂肪分解活性は増加し、カテコールアミンの存在下での脂肪分解活性は減少しないこと(Hartman et al.,1971;Zinder and Shapiro,1971;Reardon et al.,1973; Holm et al.,1975;Hartman and Christ,1978)、リポ蛋白リパーゼ活性は増加すること(Hietanen and Greenwood,1977; Cryer and Jones,1978,1980)などが明らかにされている。脂肪蓄積は脂肪の合成と分解との相互関係に依存しており、脂肪酸合成が減少し脂肪の分解は減少しないということから脂肪蓄積を説明することは難しく、脂肪合成のための脂肪酸として de novoに合成された脂肪酸よりも血液脂質の脂肪酸の寄与が高まることを示唆しているように思われる。

脂肪組織に蓄積される脂肪酸に対する de novo合成による脂肪酸と血液脂質との相対的寄与については明らかにされていないが、in vitroで測定されたヒツジの合成能と蓄積脂肪の増加量との比較によって de novo合成によるものが30%以下と推定され(Hood and Thornton,1980)、ラットでは in vivo培養法が用いられ、de novoに合成された脂肪酸の脂肪酸組成と蓄積脂肪のその変化の違いから、血液脂質のとり込みによるものが大きいと考えられている(Hollenberg,1966)。脂肪代謝についてはこれまでそのほとんどはin vitroで研

究されているものの、脂肪蓄積に対する血液脂質の寄与を十分には反映しない可能性が考えられている (Francendese and DiGirolamo, 1981). また *in vitro* で測定された代謝活性と生体での脂肪蓄積との関係について肉用豚を用いて検討した報告によると、脂肪酸合成、リポ蛋白リパーゼ、エステル化酵素、脂肪分解などの測定値によっては生体での脂肪蓄積の程度は予測できないことが示され、脂肪酸合成は過小に評価され、これ以外の *in vitro* の代謝活性は、生体での機能が過大に評価されると考えられている (Mersmann, 1986). 一方脂肪蓄積と関連して生体で血液の脂肪分解活性 (Inoue and Murase, 1982) と肝臓からの TG 搬出量 (Robertson et al., 1973; Satoh et al., 1985) が研究され、これらが肥満ラットで増加し、このことが肥満の発症に関与していることが明らかにされている。このように脂肪の蓄積に血液脂質の寄与が大きいにもかかわらず、*in vitro* ではそれが必ずしも十分には反映されないことも考えられることから、脂肪蓄積の過程については生体でも検討する必要があるように思われる。

そこで本研究は動物の成長、肥育過程を体内の生理的な変化の面から把握するために、肉用牛の血液脂質成分の変化と脂肪蓄積との関連性について調べ、またラットを用いて脂肪蓄積の変化と血液成分の変化との関係について検討し、さらに血液成分の面から反芻動物とラットを中心に比較し、脂肪蓄積について総合的に考究することを目的として行なったものである。

第2章 肥育過程における肉用牛の 血液脂質成分の変化と脂肪 蓄積との関係

第1節 緒言

肉用牛の肥育は枝肉構成の上からは骨、筋肉の成長に伴って脂肪組織に脂肪が蓄積される過程である。脂肪はグリセロール3リン酸への脂肪酸のエステル化によって生成され、脂肪酸としては飼料あるいは反芻胃で合成される微生物由来で消化管から吸収される外因性のもの、de novo 合成される脂肪酸および脂肪組織での脂肪分解によって生じる脂肪酸などが利用される(Kris-Etherton and Etherton, 1982; Byers and Schelling, 1988)。反芻動物における脂肪酸合成は脂肪組織が主要な部位であり、基質として酢酸、乳酸などが利用され则认为られている(Hanson and Ballard, 1967; Ingle et al., 1972; Hood et al., 1972; Prior and Jacobson, 1979)。このためこれまで肥育に伴う脂肪代謝の変化について、脂肪組織の脂肪酸合成とその関連酵素(Pothoven and Beitz, 1973; Pothoven et al., 1975; Hood and Thornton, 1980; Whitehurst et al., 1981; Smith et al., 1984, 1987)、リポ蛋白リパーゼ(Haugebak et al., 1974b)、エステル化(Smith et al., 1984) および脂肪分解(Pothoven et al., 1975; Sidhu et al., 1973; Smith et al., 1984)などの活性の面から肉用牛やヒツジで検討されてきたものの脂肪蓄積の機構については不明な点が少なくない。

肉用牛で測定されたin vitroの脂肪酸とglyceride-glycerol合成のデータからは、de novo に合成された脂肪酸がエステル化された脂肪酸の20%にもみえないことが試算され(Vernon, 1980)、ヒツジでもin vitroのデータが屠体での蓄積脂肪の増加量と比較され、de novo に合成された脂肪酸のしめる割合が30%以下と推定されている(Hood and Thornton, 1980)。in vitroの脂肪酸合成が過小に評価されていると考えられる(Hood and Thornton, 1980; Mersmann, 1986)にせよ、これらのことは脂肪のターンオーバーが活発であること、脂肪合成に利用される脂肪酸のなかで血液脂質の役割が大きいことなどを示唆しているように思われる。このため肉用牛の肥育過程でおこる生理的変化を把握するために

血液脂質成分の推移を調べることは、脂肪蓄積の様相を理解するうえで重要であると考えられる。脂肪の蓄積は月齢、品種、性、栄養水準など種々の要因によって変動することが明らかにされ(Berg and Butterfield, 1976)、これらの要因によって脂肪代謝に差のみられることも報告されている。

そこでこの章では、採血条件と血液脂質成分との関係について調べ、わが国で肥育されている主要な肉用牛である黒毛和種とホルスタイン種を用いて、肥育過程における血液脂質成分の変化と脂肪蓄積との関係について品種および栄養水準の面から検討した。

第 2 節 血液の採取条件と血液脂質成分との関係

肉牛肥育の過程を体内の生理的な変化として把握しようとする研究が行なわれるようになり、肥育牛の血液中の脂質、グルコースあるいはそれらの代謝産物濃度の肥育過程における変化が測定されている。このばあい採血の条件は一定しておらず、一夜絶食した後採血する(Brungardt et al., 1963)、飼料給与後の一定時間に採血を行なう(Marchello et al., 1971)、1日のうち時間を決めて採血を行なう(加納ら, 1976)などさまざまな方法がとられている。しかし、採血条件と血液成分濃度との関係については十分な検討がなされていない。

近年の肉牛の肥育は不断給与によることが多くなっているが、このような肥育条件のもとで血液成分の変化を検討するばあい、どのような採血条件が適切かを明らかにしておく必要があると思われる。このため肥育に伴って変化すると思われる血漿脂質とグルコース含量について、まずヒツジを用いて給餌後の時間による経時的な変化を、また肥育牛を用いて一定期間の日間による変動をそれぞれ検討した。

材料および方法

1. 供試動物および飼料

試験 1

平均体重39kgの去勢ヒツジ 3頭を供試し、1日 1頭あたりふすま 400g、ア

ルファルファミール 100g、イネ科主体の牧乾草 450gの計 950gを午前 9時に給与した。採血は給与直前と給与後 1.5、3、6、9、12、24時間の計 7回行なった。飼料は 3時間で摂取するように馴らしたのち本試験を行ない、さらに 3週間後同じ動物を供試して繰り返した。

試験 2

平均体重 26kgの去勢ヒツジ 6頭を供試し、大麦 60%、ふすま 15%、ダイズ粕 5%、イネ科主体の牧乾草 20%からなる飼料を 1日 1頭あたり体重比の 2.6%になるように、午前10時と午後 6時の 2回に分けて等分に給与した。採血は給与直前と給与後 1時間おきに 8時間後まで計 9回行なった。

ヒツジの食塩の要求量を補うために試験 1、試験 2で食塩を濃厚飼料にそれぞれ 1.9%、0.7%添加し、試験 2では給与飼料のカルシウムとリンの割合が 1.5:1になるように炭酸カルシウムを濃厚飼料に 1.6%添加した。水は自由摂取させた。

試験 3

平均体重 390kgの黒毛和種去勢牛 6頭を供試した。濃厚飼料としては粗碎とうもろこし (二種混)70%、ふすま 28.5%、ミネラル混合物 1.5%のものを自由に摂取させ、粗飼料としては、イヌムギ、メヒシバ混合生草を 1日 1頭あたり 10kgを採血後給与し、水は自由に摂取させた。採血は午前10時30分より12時の間で連続 3日間行なった。

2. 採血および測定方法

採血は頸静脈より行ない、ヘパリンソーダを抗凝固剤として用いた。遠心分離ののち血漿を得、成分濃度の測定時まで凍結保存した。総脂質(TL)は川出(1966)、総コレステロール(TC)は Abell et al.(1952)、リン脂質(PL)はBartlett(1959)、トリアシルグリセロール(TG)は福井と久城(1973)、遊離脂肪酸(FFA)は久城ら(1970)、グルコース(GL)は佐々木(1964)の方法によりそれぞれ測定した。

結 果

試験 1において、飼料給与後経時的に血漿脂質およびグルコースを測定した

結果を図1(A)に示した。各測定値は給与前の濃度を 100とした指数で示した。給与前の各成分の濃度を平均±標準誤差で示すと、TLは 246.3 ± 24.0 mg/dl、TCは 93.6 ± 13.7 mg/dl、PLは 133.5 ± 17.1 mg/dl、TGは 12.5 ± 1.3 mg/dl、FFAは 428 ± 101 μ mol/l、GLは 58.3 ± 2.2 mg/dlであった。FFA濃度は給与後急激に減少し 3 時間後で給与前の約20%になり($P < 0.001$)、その後は 9時間目以降で増加し、24 時間後には 9時間後の濃度の約 6倍であった。これに対してTG濃度は給与後増加し、3時間後で給与前の約 2倍にまで達し($P < 0.01$)、その後は徐々に減少する傾向にあった。GL濃度はTGや FFAに比べれば変化の程度は少なく、統計的な差はなかったものの給与後 9時間目くらいまで徐々に増加しその後はまた低下する傾向を示した。TLとTC濃度は給与後よりやや低い値となりTLで 6時間後と12 時間後が、またTCでは 3時間後がそれぞれ給与前に比べて有意に($P < 0.05$)低くなったが、他の時間では有意な差は認められなかった。PL濃度は飼料給与後ほとんど変化せず給与前と比較していずれの時間でも有意な差は認められなかった。

試験 2 における血漿脂質およびグルコースの経時的変動は図1(B)に示したとおりである。給与前の各成分の濃度を平均値±標準誤差で示すと、TLは 158.4 ± 13.8 mg/dl、TCは 41.4 ± 3.9 mg/dl、TGは 10.6 ± 2.7 mg/dl、FFAは 381 ± 108 μ mol/l、GLは 59.7 ± 2.1 mg/dlであった。いずれの成分とも試験 1 の結果と類似した推移を示した。ただ FFAとTG濃度の変化の程度は試験 1 に比較して小さくTGが最高濃度となる時間も遅れる傾向にあった。GLは給与 5時間後に最高濃度となったが、その後も 8時間目まで給与前に比べ有意に($P < 0.05$)高くなった。TC濃度はほとんど変化せず飼料給与前と比較して有意な差は認められなかった。

肥育牛を用いた試験 3 における血漿成分濃度の推移を図 2 に示した。個体ごとに 3日間の各成分濃度について変動係数を求めその平均値を示すと、FFAは 14.24%、TGは 15.64%、GLは 4.43%、TLは 2.50%、TCは 2.46%、PLは 6.73%となり、FFAとTGの変動が比較的大きくなったもののいずれの成分とも連続 3日間での濃度の間には統計上の差は認められなかった。

考 察

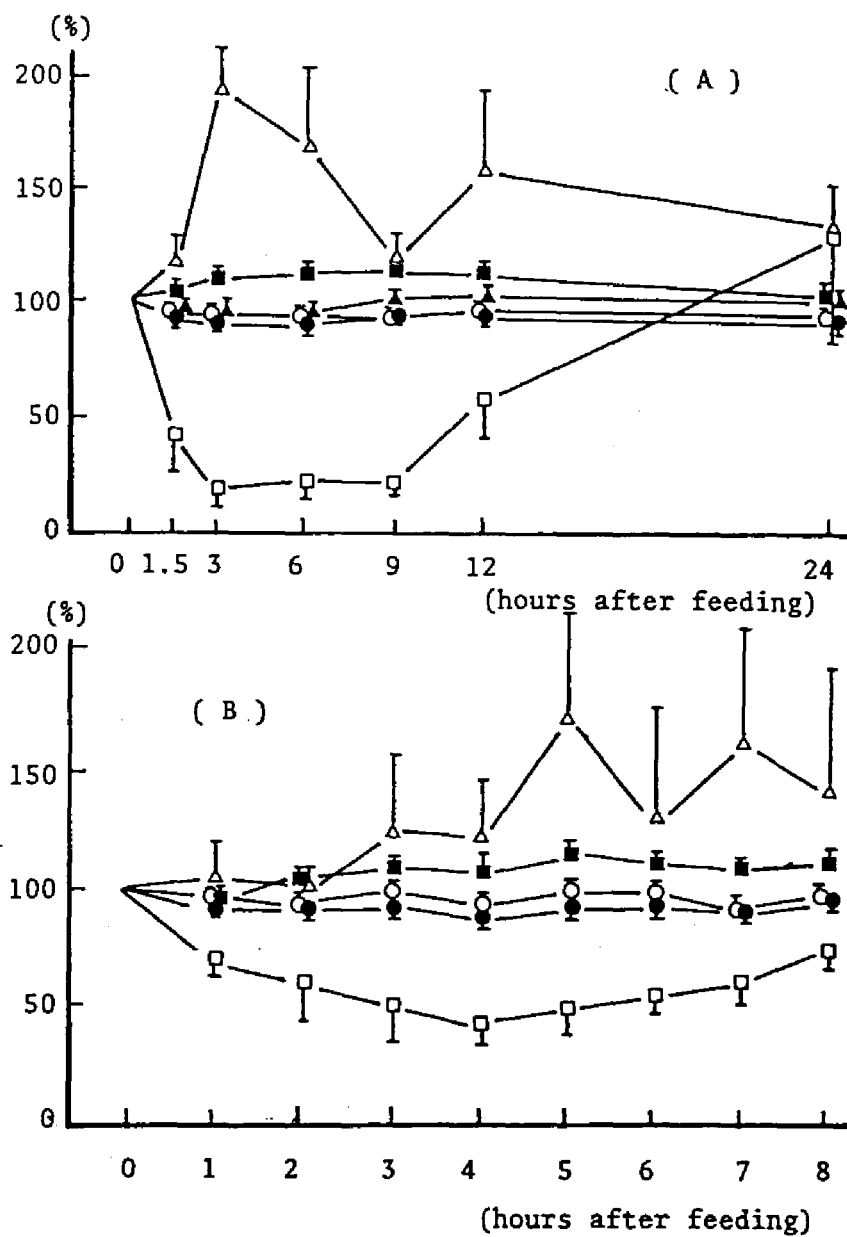


Fig. 1. Changes in plasma lipid and glucose level after feeding in the sheep (A:Exp.1, B:Exp.2, Mean \pm SE). Each value is calculated on the basis of the concentration at prefeeding (0 hour) as 100. TL(●), TC(○), PL(▲), TG(△), FFA(□) and GL(■).

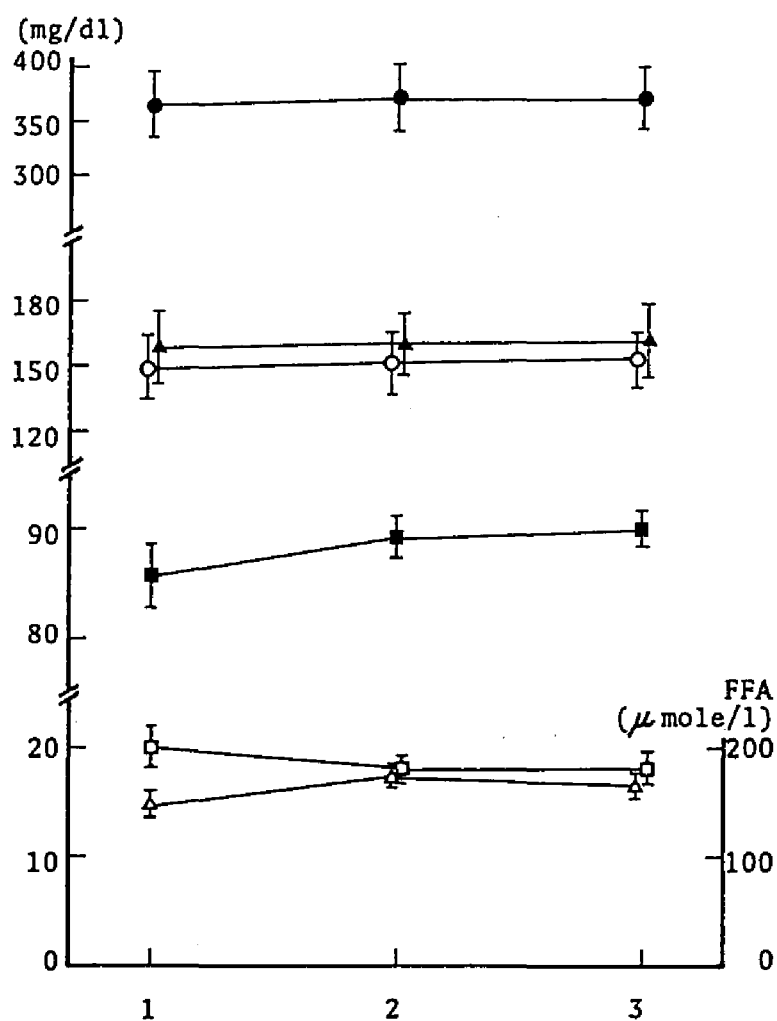


Fig. 2. Changes in plasma lipid and glucose level during three successive days in the fattening steers (Exp.3, Mean \pm SE). TL(●), TC(○), PL(▲), TG(△), FFA(□) and GL(■).

飼料給与 3~4 時間後までは時間の経過とともに血漿 FFA濃度は減少し、絶食時間が長くなるのに伴って FFA濃度が増加したことはヒツジ(Annison,1960; Trenkle and Kuhlemeier,1966) や乳牛(Radloff et al.,1966;Pehrson,1971)を用いた従来の結果とよく一致する。絶食時の FFA濃度の増加は脂肪の分解により脂肪組織から脂肪酸が動員され、エネルギーが供給されることによるものであり、飼料給与後に FFA濃度が減少するのは飼料給与に伴いルーメン発酵による揮発性脂肪酸(VFA)の吸収がおこり、これによりエネルギーの供給が行なわれることによるものと思われる。試験1と試験2で FFA濃度の減少の程度に違いがみられたのは給与した飼料の組成の違いの関与も考えられるが、試験1では1日1回給与であり1日2回の等分給与を行なった試験2よりも給餌の影響が現われやすかったものと考えられる。FFAと異なって他の脂質はおもにグロブリンと結合して水溶性のリポ蛋白となって各組織に搬送されていることはよく知られている(Griel and McCarthy,1969)。このうちTGはそれが内因性か外因性かの違いによって搬送されるリポ蛋白を異にしており飼料給与後TG濃度の増加がみられたのは、カイロミクロンおよび超低密度リポ蛋白(VLDL)として搬送される外因性の脂肪吸収によるとと思われる(Palmquist,1976; Harrison and Leat,1975)。試験1と試験2でTG濃度の増加の程度や最高濃度に達する時間に差がみられたのは、FFAのばあいと同様に飼料の給与方法の違いによると考えられる。これに対しTCとPL濃度は飼料給与後の経時的变化が少なかったが、これは飼料中に含まれるこれらの脂質の量が少ないことやこれらは血漿中のリポ蛋白のうち、おもに低密度リポ蛋白(LDL)や高密度リポ蛋白(HDL)など内因性に起源をもつ画分によって搬送されること(Griel and McCarthy,1969;Palmquist,1976)などによるとと思われる。一方GL濃度は飼料給与後極めて緩やかに増加する傾向を示しこれも従来報告(Annison,1960;Trenkle and Kuhlemeier,1966; McAtee and Trenkle,1971;Jenny and Polan,1975)と一致している。以上のことから飼料給与後の血漿成分濃度の経時的变化にはその様相により3つの類型に分けられるように思われる。すなわち、FFAやTGのように明らかな経時的变化を示す成分、TL、TCおよびPLのように変化の少ないもの、およびGLのように緩やかな変化を示すものである。

肉用牛を不断給与で肥育したばあいは、常時飼料を摂取するのではなく一定

のパターンで飼料摂取が行なわれると考えられる。しかし、試験1、2において飼料を1日1回給与したときに比べ、2回等分給与したときの方がTGやFFAの変化の程度がより小さくなったことから、不断給与したばあいにはたとえ飼料摂取に時間的な変化のパターンがあったとしても、試験1、2におけるほど明らかな飼料摂取による変動を示さないものと考えられる。さらに試験3の結果からは、採血時間を一定にすれば飼料摂取による影響もより軽減され日変動が少なくなるものと考えられる。そのため不断給与した肥育牛の肥育過程における血漿成分の濃度の比較を行なうばあいには、一夜絶食したり、飼料給与後の一定時間に採血を行なうなどの方法をとるよりも、採血時間を一定にして得られたサンプルをそれぞれの肥育段階における代表サンプルとみなすのがよいように思われる。

第 3 節 品種の異なる肉用牛の血液脂質成分の変化

肉用牛の肥育過程でおこる生理的な変化について把握するために、血液成分の面から研究され脂肪蓄積との関連性が報告されているが、得られた結果には相違もみられ不明な点も少なくない。これらの結果には供試した肉用牛の品種、性、肥育期間、給与した飼料組成などの違いが影響していることも考えられる。このうち肉用牛の品種によって脂肪蓄積の様相は異なり(Berg and Butterfield, 1968; Hayman and Gardiner, 1972)、肉用種は乳用種に比べて早い時期に成熟して肥育段階に達すると考えられている(Vernon, 1980)。わが国での牛肉生産におもに用いられている黒毛和種とホルスタイン種についても、脂肪の蓄積速度には差はみられないものの黒毛和種では脂肪蓄積の進む時期は早いことが示され(山崎ら, 1972; 竹下ら, 1975; 岡田ら, 1975; 善林, 1987a)、体脂肪の脂肪酸組成に違いのあることも明らかにされている(Ozutsumi et al., 1983; 田中, 1985; 吉村, 1986)。脂肪蓄積と関連して脂肪細胞の数と容量(Hood and Allen, 1973; Truscott et al., 1983a)、脂肪合成能(Chakrabarty and Romans, 1972; Martin and Willson, 1974; Hood and Allen, 1975)などには肉用種と乳用種の間で差のあることが報告されているが血液成分の変化を比較したものは少ない。そこで同一飼料条件下で肥育された黒毛和種とホルスタイン種の肥育過程にお

ける血液脂質成分の濃度と脂肪酸組成の変化について比較検討した。

材料および方法

供試したのは、京都大学農学部付属牧場と京都教育大学付属農場で実施された肥育試験牛で、それぞれ同一種雄牛の黒毛和種去勢雄子牛4頭とホルスタイン種去勢雄子牛6頭である。いずれも全期間、固型飼料（大麦 53、エン麦 20、ビートパルプ 15、アマニ粕 7、糖蜜 3、炭酸カルシウム 1、リン酸カルシウム 0.5、食塩・ビタミン・ミネラル剤 0.5%；DCP 9.06、TDN 67.18）のみが不断給与された。供試牛の肥育開始時の平均月齢は黒毛和種が9ヶ月齢、ホルスタイン種は8ヶ月齢で、ほぼ同一時期より黒毛和種で48週間、ホルスタイン種で40週間、屋内での閉鎖追込方式により群飼された。飼料摂取量は群ごとに給与量と残食量の差により測定され、30週以降の黒毛和種では個体別自動給餌装置により個体ごとに摂取量が測定された。黒毛和種では肥育開始後7、13、20、28、36、43、48週目の計7回、ホルスタイン種では8、15、21、28、36、40週目の計6回にわたり午前10時30分から12時の間で頸静脈より血液を採取した。血液は遠心分離ののち血清を得、測定時まで凍結保存した。肥育試験終了後、供試牛は全頭屠殺し皮下脂肪と内臓脂肪を採取した。皮下脂肪は肩後部において、内臓脂肪は大網膜、腸間膜および腎臓周囲から採取し脂肪酸組成の分析時まで凍結保存した。血清成分のうち総脂質、総コレステロール、リン脂質、トリアシルグリセロール、遊離脂肪酸およびグルコースは第2節で述べた方法で測定した。黒毛和種の血清では総コレステロールに対するエステル型コレステロールの割合（コレステロールエステル比）も測定した。血清脂質を抽出後、薄層クロマトグラフィー（TLC）を行なってエステル型と遊離型コレステロールを分離してかきとったあと総コレステロールの分析法に準じて測定し、コレステロールエステル比を算出した。血清インシュリン濃度の測定は二抗体法によるラジオイムノアッセイをキット（ダイナボットRI研究所製）を用いて実施した。

体脂肪の脂肪酸組成はFolch et al. (1957)の方法によりクロロホルム/メタノール（2/1）混液と生理的食塩水で脂質を抽出し、その一部を用いてナトリウムメトキシド法（Luddy et al., 1960）によりトランスメチル化を行なったあと

ヘキサンで抽出しガスクロマトグラフィー (GLC) により分析した。黒毛和種の 7、20、36、48 週目とホルスタイン種の 8、15、28、40 週目の血清について脂質の脂肪酸組成をエステル型コレステロール、トリアシルグリセロール、遊離脂肪酸およびリン脂質の画分で分析した。体脂肪の場合と同様にして脂質を抽出したあと40～50℃の温浴中でロータリーエバポレーターを用いて濃縮し TLCにより分画した。展開溶媒としては石油エーテル / ジエチルエーテル / 酢酸 (90/10/1) を用い、0.05%ローダミン6G-エタノール溶液を噴霧して紫外線ランプ下で各画分を検出し、それぞれ薄層ガラスプレートからかきとった。脂肪酸のメチルエステル化はMarchello et al. (1971)の方法に準じてベンゼン、5%硫酸-メタノールとヒドロキノンを加えて混合し、90℃で 2.5時間実施した。石油エーテルで抽出したあと再び TLCを行なって脂肪酸メチルエステル画分を得、石油エーテルとジエチルエーテルで各1回ずつ抽出して、溶媒をアスピレーターを用いて蒸発乾固したのちヘキサン溶液として GLCにより分析した。ガスクロマトグラフは柳本製 GCG-500を用い、内径 3mm×3mのステンレスカラムに固定相担体 Celite 545A (60/80mesh)に液相 diethylene glycol succinateを 20%含む充填剤を使用した。カラムと注入口の温度はそれぞれ 180、220℃とし検出器は水素炎イオン化検出器を用いキャリアーガスはN₂を用いた。半値幅法により各脂肪酸メチルエステルのピーク面積を測定し、相対面積比較法により各脂肪酸の割合を求めた。ガスクロマトグラム上のピークの同定は文献値との比較、標準物質の保持時間、脂肪酸の炭素数と相対保持時間の対数との関係などから推定した。

結 果

供試牛の肥育成績を表1に示し、肥育期間中の体重と4週間ごとの1日当たりの飼料摂取量の変化を図3に示した。ホルスタイン種は終了時までほぼ直線的に体重が増加したのに対して、肥育前期の黒毛和種はホルスタイン種と同等な増体を示したがその後の体重の増加はゆるやかであった。肥育期間を通しての両品種の1日当たり増体量は表1にみられるようにホルスタイン種の方が大きかった。1日当たりの飼料摂取量は黒毛和種では肥育前期での増加が著しく

Table 1. Body weight change and average daily gain of steers during the fattening period.

	Japanese Black	Holstein
n	4	6
initial weight (kg)	248±11	257±21
final weight (kg)	564±23	574±67
fattening period (week)	48	40
average daily gain (kg/day)	0.94±0.06	1.13±0.19

Values are mean ± standard deviation.

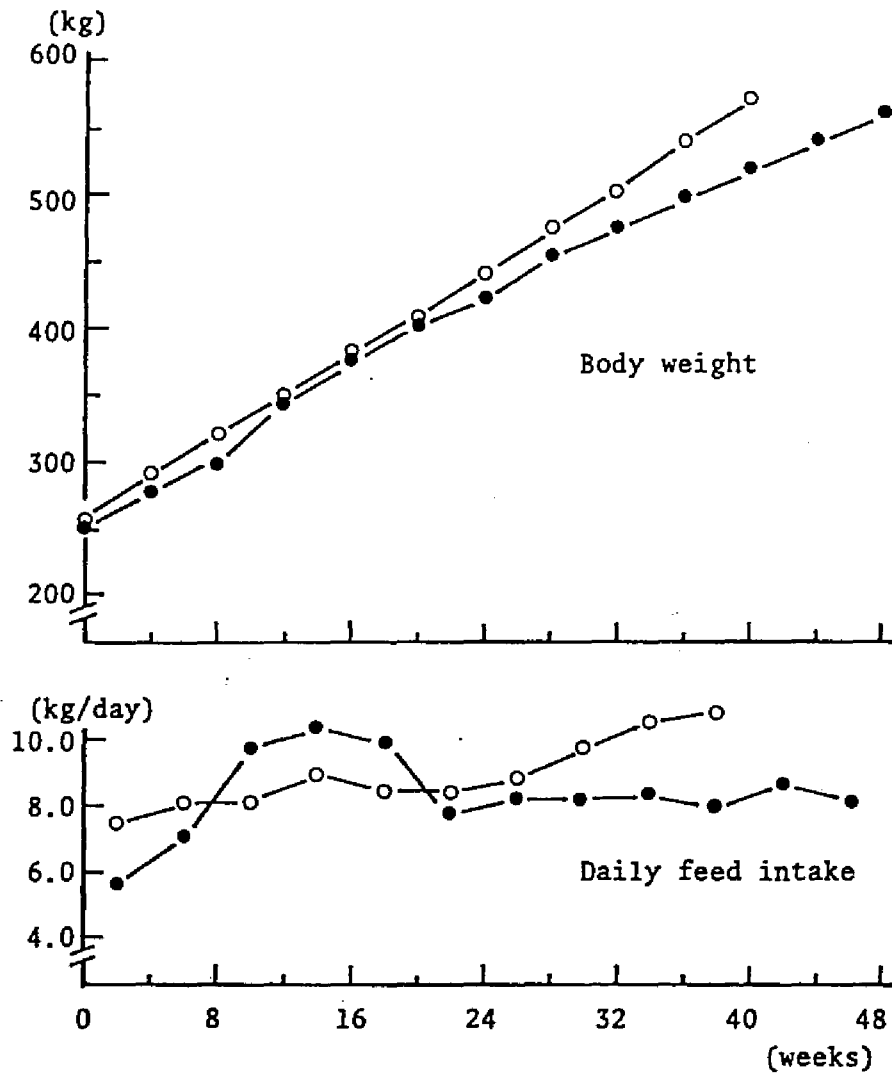


Fig. 3. Performance of fattening steers.
The values are plotted for the means of
Japanese Black(●) and Holstein(○) steers.

その後減少し、後期にはほぼ同じで推移した。これに対してホルスタイン種では肥育期間を通して徐々に増加し末期に一定となった。

肥育過程における血清総脂質(TL)、総コレステロール(TC)およびリン脂質(PL)濃度の変化を図4に示した。黒毛和種では7から20週目にかけて血清TL、TC、PL濃度の平均が2.8～3.7倍に増加し、それ以降は肥育終了時まで同じレベルに保たれた。コレステロールエステル比は全肥育期間を通して80～85%の間で一定していた。ホルスタイン種では8から28週目の間でこれらの脂質濃度は1.7～1.9倍に増加しその後に変化はみられなかった。肥育開始後7～8週目には、黒毛和種に比べてホルスタイン種の血清TL、TC、PL濃度は高かったが肥育後期での濃度には差はみられなかった。

血清トリアシルグリセロール(TG)、遊離脂肪酸(FFA)、グルコース(GL)およびインシュリン濃度の変化を図5に示した。黒毛和種の血清TG、FFA濃度は13から20週目の間で増加しその後の変化は小さかった。ホルスタイン種のFFA濃度はほぼ一定であったが、TG濃度は8から40週目まで徐々に増加した。GL濃度は両品種とも28週目までは徐々に増加し、黒毛和種では後期に減少する傾向を示した。全肥育期間を通してTG濃度には両品種間に差はなかったものの、FFA濃度は黒毛和種で高く、GL濃度は黒毛和種の方が低かった。黒毛和種の血清インシュリン濃度は肥育に伴って増加し、ホルスタイン種でも21週目以降で増加する傾向がみられた。

肥育過程で測定された血清成分濃度相互の相関係数を全供試牛について品種ごとに調べた結果を表2に示した。TL、TC、PL濃度の間には0.98以上ときわめて高い正の相関がみられ、TL、TC、PL濃度とTG、FFA濃度の間の相関係数も0.6～0.7と高かった。黒毛和種ではTGとFFA濃度、各脂質成分とインシュリン濃度の間にも有意な正の相関が認められた。

肥育過程での血清脂質画分の主要な脂肪酸組成の変化を品種ごとに表3、4に示した。エステル型コレステロール(EC)のリノール酸の割合は66～75%と著しく高く、PL、TGおよびFFAではパルミチン酸とステアリン酸がそれぞれ25～35%、25～45%、オレイン酸が10～30%をしめ、PLのリノール酸は10～25%と比較的高かった。これら各脂肪酸の割合を反映して総飽和脂肪酸はECが15%程度ともっとも少なく、次いでPLが60～67%、TGとFFAでは70%以上と多かった。ホル

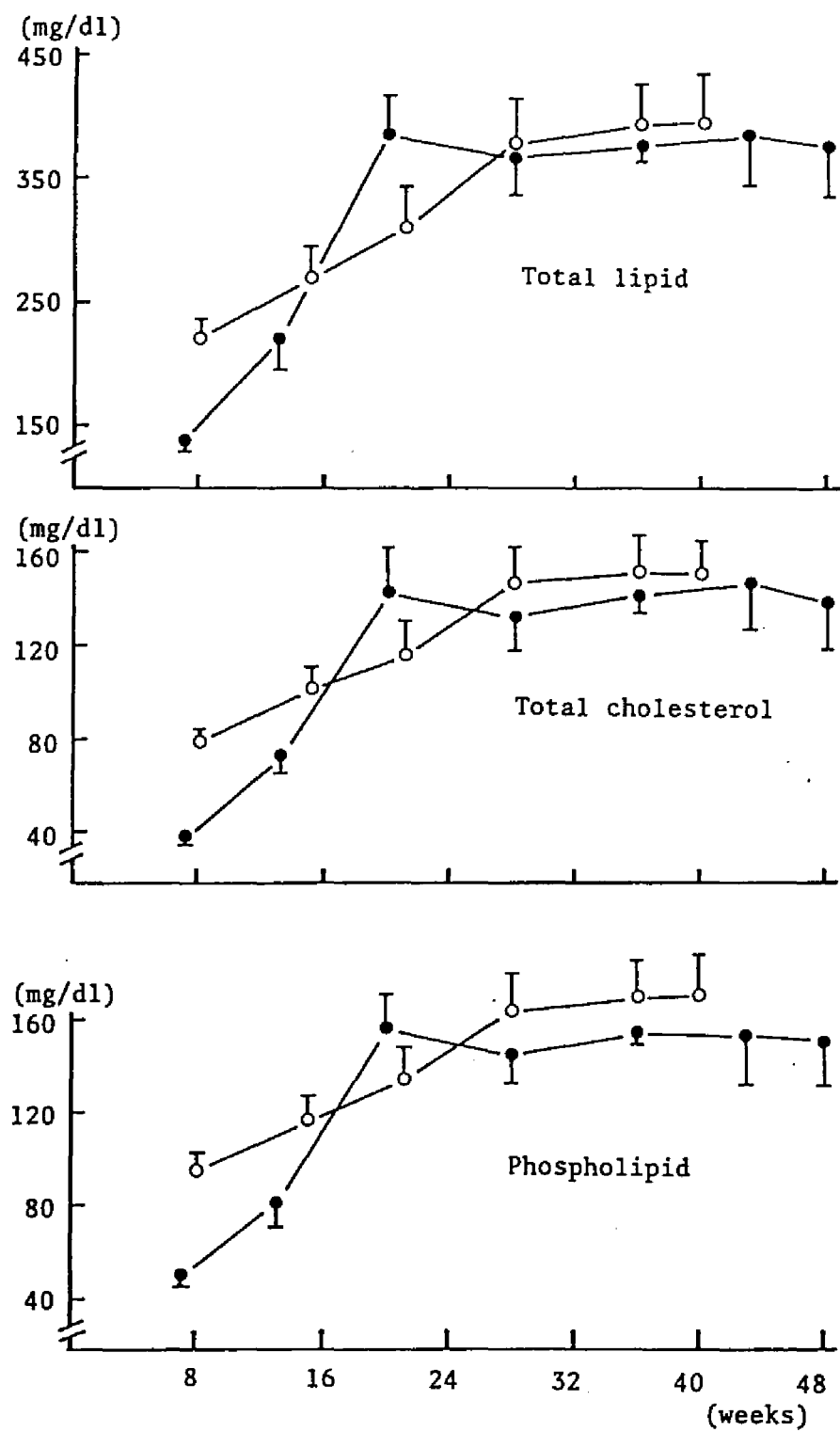


Fig. 4. Changes in serum lipid level of Japanese Black(●) and Holstein(o) steers during the fattening period(Mean \pm SE).

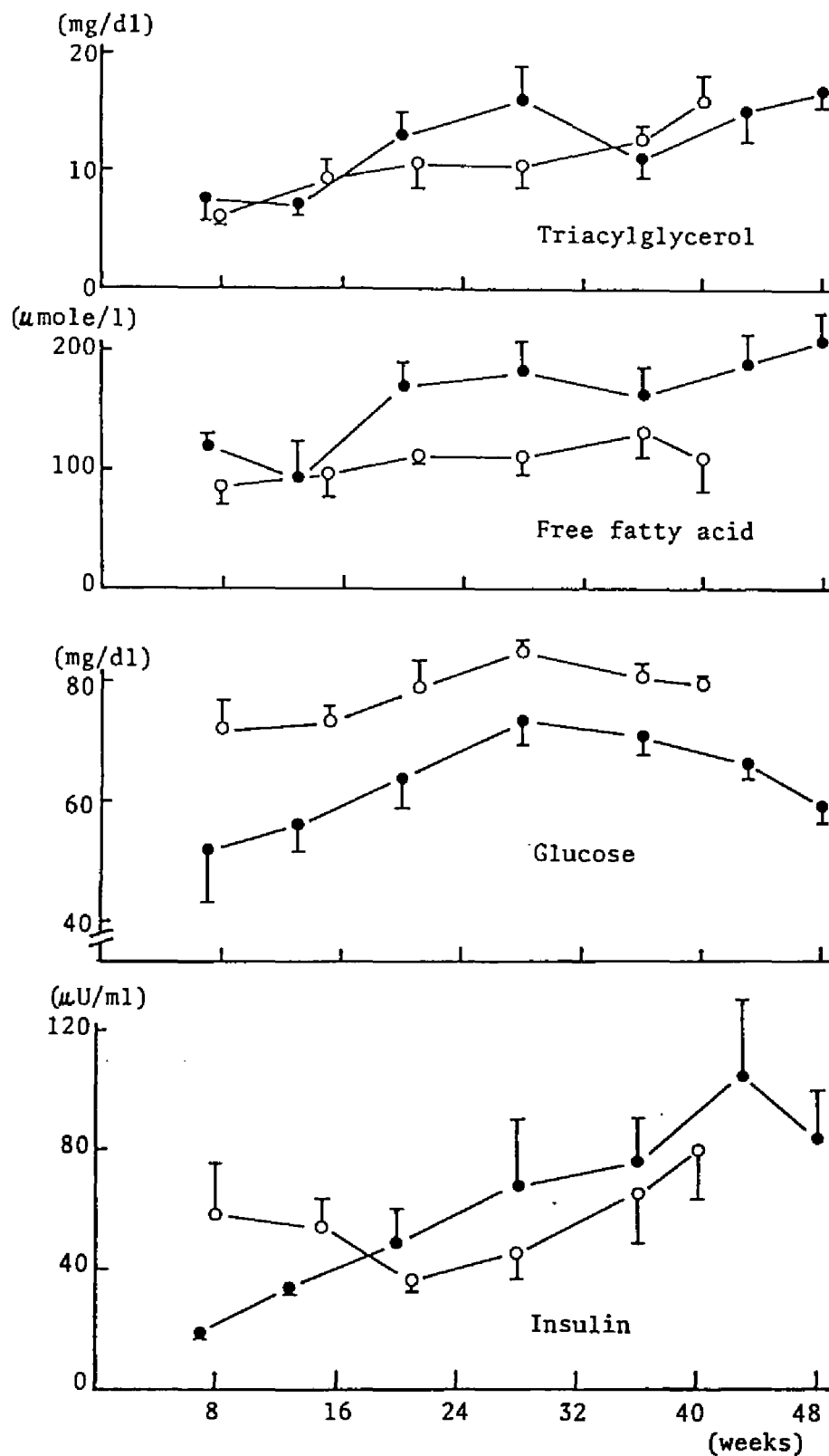


Fig. 5. Changes in serum lipid, glucose and insulin level of Japanese Black (●) and Holstein (○) steers during the fattening period (Mean \pm SE).

Table 2. Correlation between serum component concentrations.

	TC	PL	TG	FFA	GL	Insulin
total lipid	0.986**	0.992**	0.619**	0.711**	0.430*	0.451*
	0.993**	0.994**	0.709**	0.633**	0.314	-0.066
total cholesterol (TC)		0.986**	0.583**	0.696**	0.409*	0.375*
		0.990**	0.689**	0.608**	0.300	-0.087
phospholipid (PL)			0.591**	0.723**	0.415*	0.438*
			0.694**	0.613**	0.307	-0.081
triacylglycerol (TG)				0.461**	0.392*	0.529**
				0.341	0.279	0.111
free fatty acid (FFA)					0.398*	0.282
					-0.157	-0.377
glucose (GL)		Japanese Black				0.486**
		Holstein				
						0.186

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

Table 3. Fatty acid composition of serum lipid fraction of Japanese Black steers.

fatty acid (%)	Fattening period (weeks)			
	7	20	36	48
cholesterol ester				
C14	1.0± 0.4	1.5± 0.5	1.3± 0.3	1.2± 0.3
C16	15.1± 4.9	16.2± 4.6	11.9± 1.5	11.5± 2.3
C16:1	3.5± 1.5	2.7± 0.5	3.1± 0.9	3.8± 1.3
C18:1	6.6± 2.5 ^{ab}	6.2± 0.6 ^a	7.4± 2.0 ^{ab}	9.7± 2.5 ^b
C18:2	69.2±10.0	68.2± 7.8	70.5± 5.5	66.6± 6.3
C18:3	0.5± 0.7	0.1± 0.2	1.1± 0.3	1.6± 1.0
total saturated fatty acids	18.6± 6.0	21.0± 6.3	15.9± 1.8	15.3± 2.8
phospholipid				
C16	28.5± 1.4	26.5± 0.9	26.5± 2.0	25.6± 1.6
C17	2.1± 0.5	2.5± 0.5	2.6± 0.5	2.2± 0.5
C18	34.9± 2.6 ^a	37.4± 3.5 ^{ab}	38.0± 2.4 ^b	38.4± 1.8 ^b
C18:1	19.4± 3.5 ^a	12.3± 1.5 ^b	13.9± 1.7 ^{ab}	16.8± 3.3 ^{ab}
C18:2	11.6± 4.5	17.7± 0.9	15.4± 4.0	13.8± 3.8
total saturated fatty acids	66.1± 1.6	67.3± 2.6	67.8± 2.2	67.0± 1.0
triacylglycerol				
C14	1.5± 0.2	1.4± 0.5	1.4± 0.4	1.5± 0.3
C16	31.4± 4.1	30.3± 3.6	27.5± 0.7	27.8± 1.3
C16:1	2.6± 0.3 ^a	1.2± 0.9 ^b	1.5± 0.6 ^b	1.6± 0.2 ^b
C18	24.7± 2.4 ^a	40.5± 5.5 ^b	43.5± 2.2 ^b	45.8± 4.6 ^b
C18:1	30.4± 4.7 ^a	19.6± 2.0 ^b	18.4± 2.9 ^b	16.2± 3.4 ^b
total saturated fatty acids	59.8± 6.3 ^a	74.7± 5.0 ^b	75.0± 1.3 ^b	77.7± 3.1 ^b
free fatty acid				
C14	2.8± 1.0	2.9± 1.7	2.5± 0.6	2.3± 0.6
C16	36.8± 5.6 ^a	33.0± 4.6 ^{ab}	31.0± 1.6 ^{ab}	29.2± 2.0 ^b
C16:1	1.7± 0.5	1.3± 0.2	1.5± 0.3	1.5± 0.1
C17	1.7± 0.3	1.9± 0.2	1.9± 0.6	1.8± 0.4
C18	29.4± 3.3	35.2± 3.3	36.7± 6.1	35.1± 2.1
C18:1	19.1± 5.6	14.8± 4.5	17.7± 3.7	21.5± 2.3
C18:2	4.7± 3.4	7.9± 3.7	5.4± 3.7	4.8± 2.5
total saturated fatty acids	71.9± 9.7	78.2± 8.2	73.0± 5.8	69.4± 1.8

Values are mean ± standard deviation.

Means in the same column with unlike superscripts are significantly different (a and b: P<0.05).

Table 4. Fatty acid composition of serum lipid fraction of Holstein steers.

fatty acid (%)	Fattening period (weeks)			
	8	15	28	40
———— cholesterol ester ————				
C14	1.4± 0.2	1.3± 0.2	1.2± 0.5	1.4± 0.6
C16	8.8± 1.9	8.0± 1.1	8.5± 2.9	8.7± 3.4
C16:1	2.5± 0.9	2.8± 0.9	2.4± 0.9	2.8± 1.1
C18:1	5.4± 1.7	6.2± 2.4	5.6± 1.8	6.3± 2.5
C18:2	74.6± 6.5	73.7± 7.0	75.2± 6.8	73.4± 10.1
C18:3	2.3± 0.8	2.6± 0.7	2.7± 1.1	2.4± 1.4
total saturated fatty acids	13.1± 3.1	12.5± 2.2	12.1± 4.4	13.1± 5.4
———— phospholipid ————				
C16	26.0± 1.6	25.7± 2.4	25.5± 2.3	25.7± 2.4
C17	2.5± 0.3	2.4± 0.3	2.3± 0.4	2.1± 0.7
C18	30.5± 1.2	31.0± 2.3	30.6± 1.7	32.0± 3.4
C18:1	13.9± 3.0	14.9± 3.5	12.6± 1.8	13.1± 3.0
C18:2	23.6± 2.6	22.9± 4.2	25.2± 2.8	23.8± 4.3
total saturated fatty acids	60.0± 1.9	60.2± 3.0	59.6± 3.3	60.8± 4.5
———— triacylglycerol ————				
C14	2.5± 0.2	2.8± 0.3	2.2± 0.5	2.5± 0.6
C16	30.5± 2.3	28.8± 1.1	29.0± 1.8	28.7± 1.5
C16:1	1.4± 0.1	1.6± 0.5	1.7± 0.3	1.5± 0.3
C18	42.8± 3.7	39.4± 5.4	38.6± 6.1	44.3± 7.9
C18:1	14.6± 4.3	19.2± 4.4	20.2± 7.6	15.9± 7.1
total saturated fatty acids	79.2± 3.9	74.6± 5.5	72.9± 7.5	78.5± 8.4
———— free fatty acid ————				
C14	2.4± 0.5	2.5± 0.2	2.6± 0.6	2.9± 0.6
C16	33.7± 3.0	32.2± 2.9	34.0± 4.1	33.4± 2.4
C16:1	1.2± 0.7	1.5± 0.4	1.2± 0.7	1.6± 0.4
C17	1.9± 0.3	1.7± 0.4	1.6± 0.9	1.8± 0.2
C18	34.5± 3.2	33.0± 2.9	31.1± 3.6	34.2± 4.3
C18:1	13.1± 3.7	15.2± 2.9	16.6± 4.1	14.9± 3.7
C18:2	10.5± 4.5	10.8± 4.2	10.2± 3.5	8.3± 3.3
total saturated fatty acids	73.6± 6.4	70.6± 5.8	70.3± 6.4	73.5± 7.0

Values are mean ± standard deviation.

Table 5. Fatty acid composition of several depot fats in Japanese Black(JB) and Holstein(H) steers.

	Subcutaneous		Omental		Mesentery		Perinephric	
	JB	H	JB	H	JB	H	JB	H
fatty acid (%)								
C14	3.1±0.5*	4.0±0.5	2.5±0.6	3.3±1.0	2.5±0.5*	3.7±0.7	2.9±0.6*	3.9±0.5
C14:1	1.3±0.5	1.6±0.4	0.3±0.1	0.5±0.2	0.5±0.2	0.5±0.2	0.4±0.1	0.5±0.1
C16	24.8±1.3*	27.3±1.7	20.6±2.4	23.4±3.6	19.7±0.6*	25.5±3.4	22.3±1.7*	26.2±2.3
C16:1	7.0±1.1	6.4±1.0	2.3±0.3	1.9±0.3	2.3±0.4	2.1±0.1	2.0±0.4	2.0±0.2
C17	1.4±0.1	1.6±0.3	1.5±0.3*	2.1±0.3	1.7±0.2*	2.1±0.2	1.8±0.1	2.0±0.2
C17:1	1.7±0.2	1.7±0.4	1.1±0.2	1.0±0.2	1.1±0.2	0.8±0.2	1.0±0.2	0.8±0.1
C18	8.2±1.6	9.0±1.1	18.3±1.6**	23.5±2.2	20.8±3.7	23.1±1.2	23.8±4.0	25.6±1.0
C18:1	49.7±1.9*	45.7±2.7	50.8±1.8**	41.6±4.3	48.7±3.4**	39.0±4.5	43.4±1.5**	36.5±3.4
C18:2	2.2±0.3	1.9±0.4	2.3±0.6	2.2±0.4	2.4±0.3	2.4±0.5	2.0±0.2	2.0±0.7
total (%)								
saturated fatty acids	38.1±2.1*	42.7±2.1	43.2±2.1**	52.8±3.9	45.0±4.1**	54.9±4.4	51.2±2.2**	58.1±3.1
monoenoic acids	59.7±1.8*	55.4±2.4	54.5±1.6**	45.0±4.2	52.6±4.1**	42.7±4.6	46.8±2.0**	39.9±3.5
ratio								
unsaturated/saturated	1.63±0.15**	1.35±0.12	1.32±0.11**	0.90±0.15	1.24±0.21**	0.83±0.14	0.96±0.09**	0.72±0.10
C16:1/C16	0.28±0.04	0.23±0.03	0.11±0.02*	0.08±0.01	0.12±0.02*	0.09±0.01	0.09±0.01	0.08±0.01
C18:1/C18	6.22±1.29	5.15±0.74	2.79±0.22**	1.78±0.24	2.42±0.59*	1.69±0.24	1.87±0.39*	1.43±0.17
C18+C18:1/C16+C16:1	1.83±0.20	1.59±0.15	3.07±0.45	2.65±0.59	3.16±0.13**	2.29±0.41	2.78±0.36*	2.22±0.27

Values are mean ± standard deviation.

Significant differences between JB and H: * P<0.05, ** P<0.01

スタイン種の脂肪酸組成はいずれの脂質でも肥育に伴う変化は小さかったものの、黒毛和種では FFA のパルミチン酸が減少し、EC のオレイン酸は増加した。PL と TG では 7 週目に比べると 20 週目以降のステアリン酸の割合が高くパルミトレイン酸とオレイン酸は低くなった。肥育終了時での組成を品種間で比較すると、黒毛和種の TG のミリスチン酸と FFA のパルミチン酸はホルスタイン種よりも少なく FFA のオレイン酸は黒毛和種の方が多かった。一方 PL のステアリン酸と総飽和脂肪酸は黒毛和種で高くリノール酸は低かった。

皮下脂肪と内臓脂肪の脂肪酸組成と飽和脂肪酸、モノエン酸の総量および脂肪酸比を品種間で比較した結果を表 5 に示した。体脂肪の脂肪酸のうちオレイン酸が 40~50% ともっとも多く、次いで皮下脂肪ではパルミチン酸が 25%、ステアリン酸とパルミトレイン酸が 6~9%、ミリスチン酸とリノール酸が 2~3% であり、内臓脂肪ではパルミチン酸とステアリン酸が 20~25%、ミリスチン酸、パルミトレイン酸とリノール酸が 2~4% であった。いずれの部位ともこれら 6 種の脂肪酸で全体の約 96% をしめていた。割合がもっとも多かったオレイン酸はすべての部位でホルスタイン種よりも黒毛和種で高くその差は皮下脂肪よりも内臓脂肪で大きかった。これに対してパルミチン酸、ステアリン酸、ミリスチン酸、マルガリン酸などの飽和脂肪酸はホルスタイン種よりも黒毛和種で低い傾向がみられた。これら各脂肪酸の差を反映して黒毛和種の総飽和脂肪酸は少なく総モノエン酸は多かった。 $C16:1/C16$ 、 $C18:1/C18$ および $C18+C18:1/C16+C16:1$ は皮下脂肪、内臓脂肪とも黒毛和種の値が高い傾向を示した。体脂肪の組成には蓄積部位間にも差がみられ、内臓脂肪に比べて皮下脂肪ではモノエン酸の割合が多くステアリン酸が少なかった。内臓脂肪では大網膜脂肪、腸間膜脂肪よりも腎臓周囲脂肪の飽和脂肪酸が多くオレイン酸は少なかった。

考 察

血清 FFA 濃度のホルスタイン種での変化は小さかったが黒毛和種では肥育後期に高くなった。黒毛和種の血清 TG 濃度は FFA と同様な変化を示し、ホルスタイン種では肥育末期でもっとも高かった。体脂肪の蓄積には脂肪組織での de novo 合成、エステル化、脂肪の分解と血中への動員、血中からの脂肪酸のとり

込みなどが関与しておりとくに動員やとり込みなどに関連して FFAとTG濃度の変化は脂肪代謝の様相を把握する上で重要である。肥育過程でのこれらの成分濃度についての報告 (Bowden and Hironaka, 1975; 森田ら, 1984; 左ら, 1989)には違いがみられるが、本試験で観察された FFA濃度の推移は黒毛和種 (森田ら, 1984)とホルスタイン種 (左ら, 1989)での報告と類似していることから両品種の間で様相が異なることが考えられる。肥育に伴いホルモン刺激のない条件での *in vitro* の皮下および大網膜脂肪の脂肪分解活性は増加すること (Sidhu et al., 1973; Pothoven et al., 1975; Smith et al., 1984)や、黒毛和種にノルアドレナリンを投与した後の血漿 FFA濃度の増加の程度は肥育が進むほど大きいこと (小沢ら, 1988)が明らかにされている。さらにヘレフォードとフリースタン種去勢牛で絶食後の血漿 FFA濃度の変化が比較され (Truscott et al., 1983b)、絶食による脂肪動員能には差のないことが示されている。これらのことから黒毛和種で観察された血清 FFA濃度の増加は脂肪組織からの脂肪酸の動員が肥育に伴って高まることを示すものであり、この点で黒毛和種とホルスタイン種の間には肥育期の脂肪動員能に差があるように思われる。血清 FFAは末梢組織でも直接利用されるが肝臓が FFAのとり込みを行なう主要な臓器である (Mayes, 1970; Bergman, 1971)。濃度に比例してとり込まれた脂肪酸 (Katz and Bergman, 1969; Thompson and Darling, 1975)は肝臓でエステル化されてTGが生成されリポ蛋白の形で血中に搬出される (Emery, 1980)。血清には肝臓から搬出される内因性起源のTGと小腸で吸収された脂肪に直接由来する外因性TGが存在し、これらはおもに末梢組織のリポ蛋白リパーゼ (LPL)によって分解され脂肪酸がとり込まれる。肥育期のヒツジの脂肪組織の LPL活性は高く維持されることが報告され (Haugebak et al., 1974b)、肉用牛の脂肪組織の脂質含量と LPL活性の間に有意な正の相関が認められている (Rao and Hawkins, 1976)ことから、LPLを介してとり込まれた脂肪酸は脂肪合成に利用され肥育期の脂肪蓄積に果たす役割は大きいと考えられる。本試験の肥育後期に黒毛和種とホルスタイン種の血清TG濃度が増加したのは、それぞれ血清 FFA濃度と飼料摂取量の増加と関連していたことから、肝臓からのTGの搬出や小腸での脂肪の吸収が増えたことによるのではないかと考えられる。

脂肪組織の脂肪合成能に品種間で差のあることが観察され、同一体重のホル

スタイン種に比べて、ヘレフォード種 (Martin and Wilson, 1974) やヘレフォードとアングスの交雑種 (Hood and Allen, 1975) の皮下および腎臓周囲脂肪では、酢酸からの脂肪酸合成やアセチル CoAカルボキシラーゼ、6フォスフォグルコネートデヒドロゲナーゼなどの酵素の活性が高いことが明らかにされている。黒毛和種とホルスタイン種とで脂肪合成能が比較された報告はみられないが、両品種の脂肪蓄積速度には差のないこと (岡田ら, 1975; 善林, 1987a) が報告され、本試験での血清 FFA濃度の推移からはホルスタイン種よりも黒毛和種の脂肪の動員能は大きいと考えられたこと、黒毛和種の血清GL濃度がホルスタイン種よりも低かったことなどから、脂肪合成能は黒毛和種の方が大きいのではないかと思われる。

脂肪の代謝は種々のホルモンにより調節され、なかでもインシュリンは脂肪合成、グルコースのとり込み、LPL活性を高めることや脂肪の分解を抑制することなどに関与し (Vernon, 1980)、脂肪の蓄積が促進される。肥育に伴って血漿インシュリン濃度は増加することが報告され (Trenkle, 1970; Trenkle and Topel, 1978; 佐藤ら, 1984; 小沢ら, 1989)、本試験の結果はこれらと同様でありとくに黒毛和種での変化が大きかった。佐藤ら (1984) は肥育に伴う末梢組織のインシュリン感受性の低下を示し、その代償として膵臓でのインシュリン分泌が亢進することを推測している。

血清TL、TC、PL濃度は相互にきわめて類似した変化を示し、月齢がほぼ14ヶ月齢、平均体重が黒毛和種で403kg、ホルスタイン種で479kgまでは増加し、それ以降肥育終了時までの変化は小さかった。肉用牛の肥育過程でこれらの脂質成分濃度が増加することを報告した研究は多い。なかでも本試験と同様に、8~9ヶ月齢の肉用去勢牛を供試して飽食程度に飼料を給与すると、13~15ヶ月齢までTL、TC、PL濃度は増加することが明らかにされており (Brungardt et al., 1963; 森田ら, 1984; 左ら, 1989)、本試験の結果もこれらの報告と一致している。血清PL濃度の変動要因は明らかではないが、PLはTC濃度と相関がきわめて高く、血清TC濃度の変動してもコレステロールエステル比がほとんど変化しなかったことは、肥育過程で血漿PL/TC比 (左ら, 1989) やエステル型コレステロール/遊離型コレステロール比 (Brungardt et al., 1963) がほぼ一定であることと一致していた。PLはリポ蛋白の構成成分としてリポ蛋白粒子の安定性の維持に寄

与しており、さらに血清でのリポ蛋白代謝の過程でレシチンコレステロールアシルトランスフェラーゼによるコレステロールのエステル化にPLの脂肪酸が関与している (Noble et al., 1975) ことから、血清PLは他の脂質とくにコレステロールと関連して変動する成分であるように思われる。

肉用牛の血清TC濃度は飼料中の脂肪含量を高めると増加することが知られ (Bohman et al., 1962; Dinius et al., 1975)、加齢、養分摂取量、季節と環境温度などの要因との関連性が考えられている (Brungardt et al., 1963; O'Kelly, 1972, 1973c; 森田ら, 1984)。飼料中の脂肪含量が増すと小腸でのコレステロール合成の高まることが報告されているものの (Scott and Cook, 1975)、その他の要因とコレステロール代謝の関係についてはほとんど知られていない。ラットでは肝臓でのコレステロールから胆汁酸への異化 (Story and Kritchevsky, 1974) ならびに糞中へのコレステロール排泄 (Yamamoto and Yamamura, 1971; Hruza and Zbuzkova, 1973; Uchida et al., 1978) の減少、血中あるいは体内でのコレステロールの代謝回転が遅くなること (Hruza, 1971; Dupont et al., 1980) などによって血清TC濃度が加齢により増加することが報告されている。これらのことから肉用牛の肥育過程でのコレステロール代謝について検討される必要があるように思われる。黒毛和種とホルスタイン種の平均体重がそれぞれ 403kg、479kg に達した後の血清TC濃度は一定レベルで維持されたが、両品種の体構成や枝肉構成の上からはこの時期の脂肪蓄積が著しいことが知られている (山崎ら, 1972; 竹下ら, 1975)。一方乳用種雌牛の血清TC濃度はほぼ3歳齢まで増加するとの報告がある (Tumbleson and Hutchison, 1971; Shaffer et al., 1981)。脂肪組織のコレステロールは膜の構成成分として存在するだけでなく、他の組織と異なって大部分は細胞内の脂肪に溶けて存在し、ラットでは脂肪の蓄積に伴う膜のコレステロール含量の変化は小さいが脂肪細胞中のコレステロール含量は増加することが明らかにされている (Farkas et al., 1973; Angel and Farkas, 1974; Kovanen et al., 1975; Krause and Hartman, 1976)。反芻動物の脂肪組織のコレステロール合成能は小腸や肝臓に比べるときわめて低い (Nestel et al., 1978) ことから肉用牛の脂肪蓄積が進むと脂肪組織での血清からのコレステロールの利用が高まり、その結果血清TC濃度はさらに増加することはなく一定に保たれると推測される。

肥育が進むにつれて脂肪蓄積が高まるとともに、体脂肪のオレイン酸、パルミトレイン酸の割合が増加しステアリン酸は減少することが多くの品種で明らかにされている(Waldman et al., 1968; Dryden et al., 1973; Pothoven et al., 1974; Hecker et al., 1975; Leat, 1975; 吉村, 1986; 三橋ら, 1988; 石田ら, 1988)。一方血清総脂質の脂肪酸組成は肥育過程での変動が少なく比較的安定していることが報告されている(Hecker et al., 1975; 仙田ら, 1976)。本試験では血清脂質画分について検討した結果、体脂肪から動員される脂肪酸に由来すると考えられる FFAでも体脂肪で明らかにされているような脂肪酸組成の変化は認められなかった。黒毛和種のTGでは体脂肪での変化とは反対にオレイン酸、パルミトレイン酸が減少しステアリン酸は増加した。本試験と同様に脂質画分の組成について検討した報告もある。これによるととくにTGについては、中期以降のパルミトレイン酸の割合が減少しステアリン酸は増加することや(Marchello et al., 1971)、肥育末期にステアリン酸が減少しオレイン酸は増加すること(Marchello et al., 1972)などが示され、黒毛和種での結果は前者と類似していた。千国ら(1989)はノルアドレナリン注入直後に動員される FFAは蓄積脂肪とよく似かよった組成を示すものの、その後の体組織での脂肪酸のとり込みが炭素数や不飽和程度によって異なることを明らかにして、平常時にも同じ様な機構が存在するために血清 FFAの脂肪酸組成が体脂肪のそれとは異なると考察している。すでに述べたように黒毛和種の肥育過程での血清TG濃度の増加は内因性TGによるものと考えられることからTGの組成の変化は肝臓から搬出されるTGの脂肪酸組成を示しているようにも思われるが、LPLを介したTGの脂肪酸のとり込みがモノエン酸とくにオレイン酸に対して優先的に行なわれるようになるために、みかけ上TGのステアリン酸の割合が相対的に増加するのではないかと考えられる。脂肪蓄積に伴い体脂肪のモノエン酸が増加する理由としてこれまでデサチュラーゼ活性の増加(Hecker et al., 1975)や体脂肪での脂肪酸の de novo 合成と連なる不飽和化の亢進(Pothoven et al., 1974; Leat, 1975)などが考えられてきた。黒毛和種での血清TGの組成の変化からは、脂肪蓄積への血液脂質の寄与とも関連して LPLを介した血清TGからのオレイン酸のとり込みが高まることが関与しているように思われる。

体脂肪の脂肪酸組成が品種間で比較され、その差は明らかでないとする報告

(Sumida et al.,1972;Hecker et al.,1975) もあるが品種間での差を認めたものが多い(Rumsey et al.,1972;Gillis et al.,1973;Pyle et al.,1977;Leat, 1977)。本試験では同一の飼料を給与してほぼ同じ体重で屠殺された黒毛和種とホルスタイン種の皮下脂肪と内臓脂肪で、黒毛和種のオレイン酸が多く相対的に飽和脂肪酸が少なかった。このことは仕上月齢あるいは仕上げ体重を同じにして両品種の脂肪酸組成を比較した他の報告(Ozutsumi et al.,1983; 田中, 1985; 吉村,1986)ともよく一致していた。またこれら体脂肪の脂肪酸組成についてみられた差は両品種の肥育終了時の血清 FFAの組成によく反映されているように思われた。仕上月齢や体重が同じ場合ホルスタイン種よりも黒毛和種での脂肪蓄積は多い(岡田ら,1975; Ozutsumi et al.,1983)ことから両品種の脂肪酸組成の違いは脂肪蓄積の程度と関連があるようにも思われるが、Leat(1975) はフリーズアン種よりも皮下脂肪の蓄積が多かったアンガス種の脂肪の不飽和度は低いことを観察している。脂肪の蓄積部位間での性状の差と関連して内臓脂肪よりも皮下脂肪でのモノ不飽和化酵素の活性の高いことが皮下脂肪でのモノエン酸の割合が高い理由のひとつと考えられている(Wahle,1974;Pothoven et al.,1974)。このことから品種間でみられる脂肪酸組成の差は蓄積部位間での差と同様、酵素の活性の違いを反映しているのかもしれない。

第 4 節 肥育パターンを異にする肉用牛の血液脂質成分の変化

肉用牛における脂肪の蓄積は給与する飼料の栄養水準により変動し、高水準で肥育すると枝肉中の脂肪割合(Callow,1961; Henrickson et al.,1965; 善林,1987b)や筋肉プラス骨重量に対する脂肪重量(Guenther et al,1965;Waldman et al.,1971; Zembayashi and Dake,1979)は多くなることが明らかにされている。一方脂肪組織の脂肪合成、脂肪分解およびリポ蛋白リパーゼなどの活性には栄養水準により差のみられることが肉牛(Pothoven et al.,1975;Scott and Prior,1980;Mills et al.,1989) やヒツジ(Haugebak et al,1974b;Prior,1978)で報告されている。前節では不断給与された肉用牛の血清総コレステロール、リン脂質濃度は肥育過程の前半で増加することが示されたが、制限給与された場合にはこれらの脂質は肥育の後半で増加するとの報告(仙田ら,1976)が

あることから、栄養水準によって血液脂質濃度の推移は異なることが考えられる。そこで肥育過程における給与飼料の栄養水準を変化させた肥育パターンの異なる肉用牛の血液脂質濃度の変化について検討した。

材料および方法

供試したのは京都大学農学部付属牧場で実施された肥育試験牛で、同一種雄牛の黒毛和種去勢雄子牛12頭である。4頭ずつ H-H区、L-H区、L-L区の3区に分け屋内での閉鎖追込方式により区ごとに群飼された。全肥育期間を通して、H-H区は飼料が不断給与され L-L区は1日当たり増体量が約0.75kgになるように飼料給与量が制限された。L-H区は肥育前期30週間は L-L区と同様に飼料が制限給与され、それ以降は不断給与された。飼料は前節の肥育試験で給与したものと同一固型飼料に5%の稲ワラを混合して給与し、全期間にわたり個体別自動給餌装置により個体ごとに摂取量が測定された。肥育開始時の平均月齢は9ヶ月齢であったが H-H区は L-H区、L-L区よりも肥育の開始時期が1ヶ月遅れて開始された。供試牛は個体ごとに体重が600±10kgに達した時点で肥育を終了した後屠殺解体され、枝肉歩留、皮下脂肪の厚さ、第5-6肋骨間の切断面でのロース芯面積と脂肪交雑が常法により測定された。H-H区では肥育開始後2、8、20、28、36、45、52、57週目で、L-H区と L-L区では6、12、24、32、40、49、56週目で採血を行ない、L-L区ではさらに64週目でも血液を採取した。採血は午前10時30分から12時の間で頸静脈より行ない遠心分離ののち血清を得、測定時まで凍結保存した。血清成分濃度は総コレステロール、トリアシルグリセロール、遊離脂肪酸およびグルコースについて第2節で述べた方法を用いて測定した。

結 果

供試牛の肥育成績と屠体成績を表6に示し、肥育期間中の体重と4週間ごとの1日当たりの固型飼料の摂取量の変化を図6に示した。前期終了時(30週)の L-H、L-L区の平均体重は H-H区よりも60kgほど小さかったが、30週以降不断給与された L-H区の後期での増体がよく、600kg 到達時までの所要日数は H-H

Table 6. Performance and carcass characteristics of steers.

	High-High	Low-High	Low-Low
n	4	4	4
initial weight (kg)	250±16	260± 7	268± 4
weight at 30th week (kg)	475±12	417± 6	417± 2
final weight (kg)	602±14	598± 5	600±10
fattening period (day)	408±22 ^a	405±28 ^a	452±11 ^b
average daily gain (kg/day)	0.87±0.10 ^a	0.84±0.05 ^a	0.73±0.01 ^b
dressing percentage (%)	66.1±1.1	65.6±1.5	65.6±0.9
subcutaneous fat thickness (mm)			
back	22.0±3.6	19.3±3.8	19.3±3.4
chest	26.8±2.8	20.3±3.9	22.8±5.6
rib eye area (cm ²)	39.0±3.2	37.3±2.2	41.0±3.5
marbling score	3.3± 0.5 ^a	2.5± 0.6 ^{ab}	1.9± 0.3 ^b

Values are mean ± standard deviation.

Means in the same column with unlike superscripts are significantly different(a and b: P<0.05).

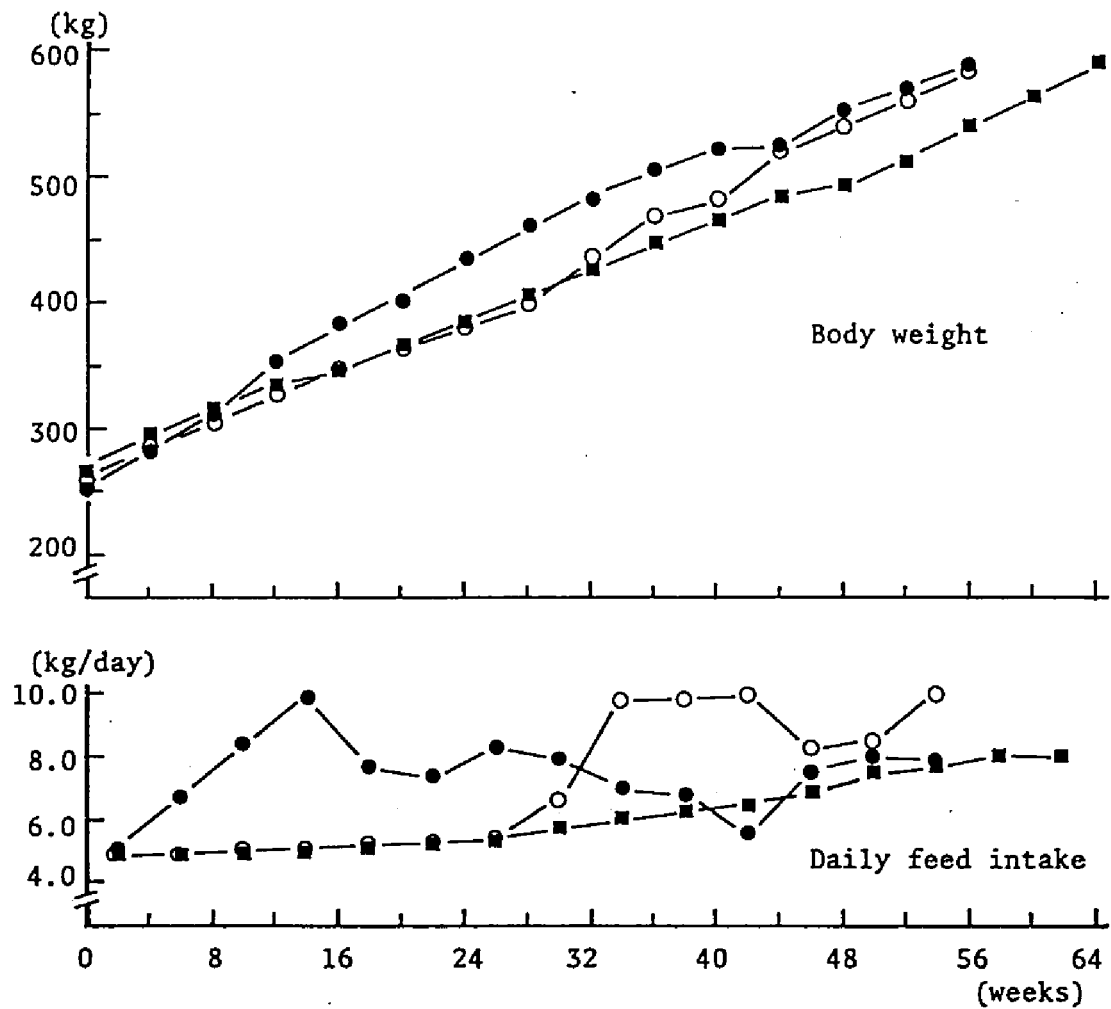


Fig. 6. Performance of fattening steers.

The values are plotted for the means of four steers fed on three nutritional planes (High-High: ●, Low-High: ○, and Low-Low: ■).

区と同じとなり L-L区で50日ほど長くなった。このため表6にみられるように肥育期間を通した1日当たり増体量は L-L区が小さく、H-H区と L-H区には差がみられなかった。屠体成績のうち枝肉歩留とロース芯面積には差はなかったが脂肪交雑と胸部の皮下脂肪の厚さは H-H区で大きい傾向が認められた。供試牛の枝肉中脂肪割合や胸腰最長筋の脂肪含有量が H-H区で大きい傾向を示したことは善林ら(1978)によって報告されている。H-H 区の飼料摂取量は開始期から16週目までに倍増し10kg/dayに達したがそれ以降では 7~ 8kg/dayで推移し、40から44週の間では摂取量の減少がみられた。L-H、L-L区の前期の摂取量は 5kg/day前後で保たれ L-L区の後期の摂取量は徐々に増加し末期には 8 kg/day であった。一方 L-H区の後期の摂取量は著しく増加し32週以降10kg/dayで推移したが44から52週の間で摂取量の減少がみられた。H-H区と L-H区で後期に飼料摂取量が減少したのはいずれも 7月中旬から 8月下旬の時期であった。

肥育過程での血清総コレステロール(TC)、トリアシルグリセロール(TG)、遊離脂肪酸 (FFA)およびグルコース(GL)濃度の推移を図7に示した。血清TC濃度は H-H区で 2から20週目にかけて増加し、それ以降は45週目の濃度が低かったがこの時期を除いてはほぼ同じレベルに保たれた。前期の L-Hと L-L区ではゆるやかに増加するものの H-H区の濃度と比べると低かった。後期の L-H区は血清TC濃度は49週目でやや低かったが前期よりもさらに増加した。一方 L-L区では L-H区の濃度よりも低く推移したが49週目以降で増加し末期には L-H区と同じレベルであった。血清TG濃度は L-H、L-L区での変化の様相は類似し、前期での変化は小さかったが後期で増加し L-H区では56週目の濃度がもっとも高かった。これに対して H-H区のTG濃度の変化には統計的に有意な差はみられなかったものの20から36週目で高い傾向を示した。血清 FFAは前期では H-H、L-H、L-L区ともほぼ同じ濃度で推移し、H-H区では28週目以降で、L-H区では49週目以降で増加した。これらに対して L-L区では前期に比べると32から56週目の FFA濃度は高かったが変化の程度は H-H、L-H区よりも小さかった。血清GL濃度は前期で H-H区が他の区よりも高かったが後期には減少し、L-H、L-L区では変化はみられなかった。

血清成分濃度と肥育成績、屠体成績との相関を求めた結果を表7、8に示した。表8では肥育終了時の濃度と全肥育期間における平均値とに分けて示し

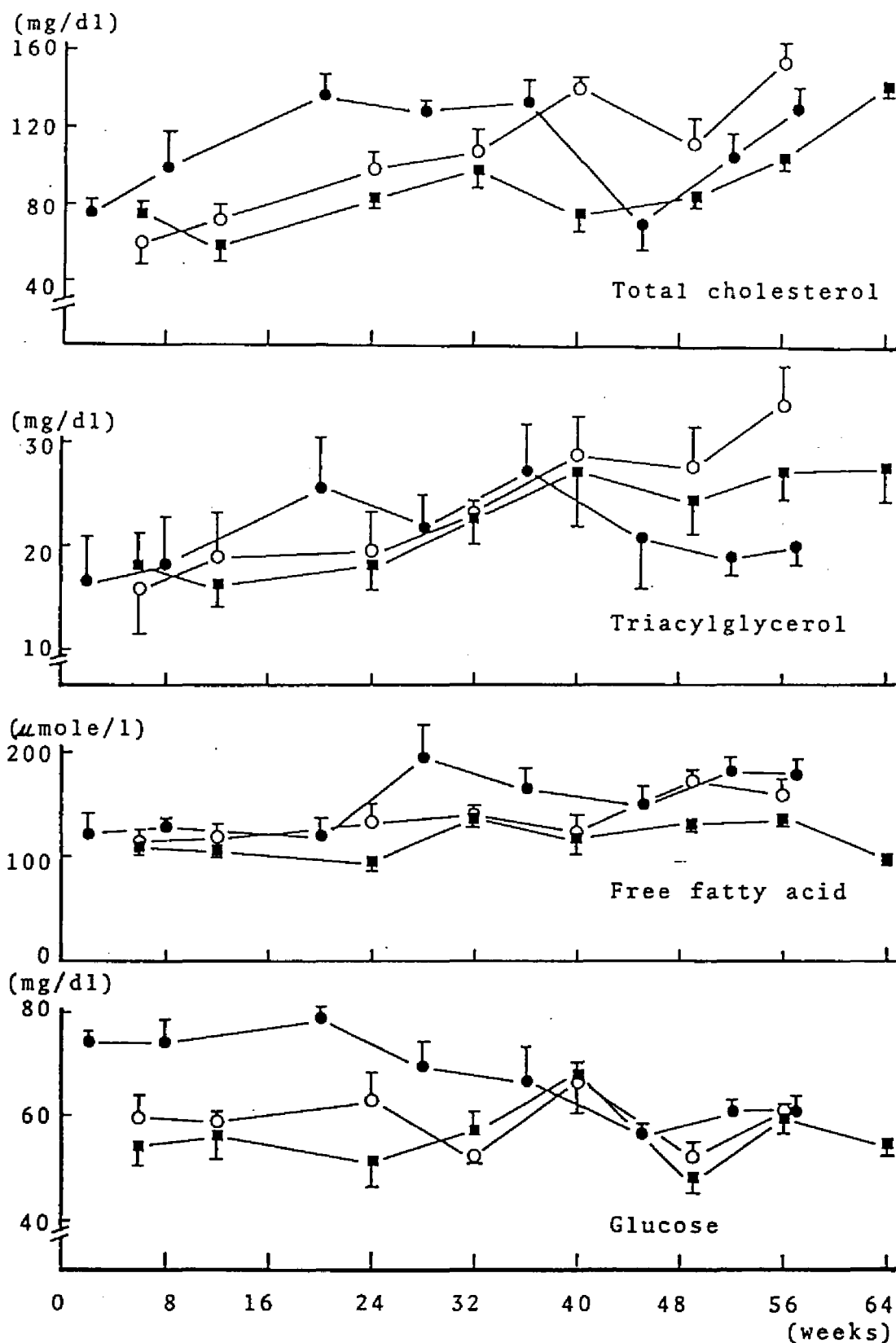


Fig. 7. Changes in serum lipid and glucose level of fattening steers fed on three nutritional planes(High-High: ● ,Low-Low: ○ and Low-Low: ■ ; Mean \pm SE).

Table 7. Correlation between serum component level and performance in the fattening steers.

	TC	TG	FFA	GL
body weight	0.550**	0.481**	0.380**	-0.187
daily gain	0.082	-0.183	-0.103	0.024
daily feed intake	0.678**	0.331**	0.333**	0.006

** $P < 0.01$

Table 8. Correlation between serum component level and carcass characteristics in the fattening steers.

	Final				Mean			
	TC	TG	FFA	GL	TC	TG	FFA	GL
dressing percentage	0.388	0.095	0.191	0.362	0.517	0.120	-0.418	0.218
fat thickness								
back	-0.063	-0.501	0.182	-0.141	0.268	-0.544	0.329	0.372
chest	-0.589*	-0.792**	-0.074	-0.036	-0.297	-0.140	-0.174	0.372
marbling score	-0.444	-0.419	0.607*	0.521	0.415	-0.200	0.675*	0.640*
rib eye area	-0.256	0.161	-0.184	0.114	-0.510	0.162	-0.168	-0.003

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

た。肥育成績のうち体重と1日当たりの飼料摂取量は血清脂質成分濃度と正の相関が認められ、とくにTC濃度との相関係数は高かった。屠体成績では皮下脂肪の厚さと血清TG濃度との間に負の相関がみられ、また脂肪交雑とFFA、GL濃度の間には有意な正の相関が認められた。血清TC濃度と枝肉歩留の間に正の相関が、またロース芯面積との間に負の相関がみられたがこれらの屠体成績と血清成分濃度の間の相関係数は総じて低かった。

考 察

全肥育期間を通して飼料を不断給与した H-H区での血液成分の変化は、血清TC濃度がほぼ14ヶ月齢まで増加し、FFAは肥育中半以降の濃度が高まったこと、GL濃度が後期に減少したことなど前節の黒毛和種での変化の様相とよく一致していた。H-H区の45週目に血清TC濃度が減少したことは前節の結果とは異なっていたが、この時期が8月中旬の暑熱期であり同じ時期の L-H区の49週目でも血清TC濃度の減少が観察された。肉用牛の血中TC濃度には季節と環境温度による変動がみられ、高温環境下でTC濃度は減少し(O'Kelly, 1973a, c) このことが季節的变化として血中濃度に反映することが報告されている(O'Kelly, 1972, 1973b)。本試験の不断給与区では血清TC濃度とともに飼料摂取量が減少し夏季以降これらは元のレベルに回復していること、一方制限区では夏季のTC濃度と飼料摂取量に変化がみられていないこと、さらにTC濃度と飼料摂取量との間には高い正の相関が認められたことなどから、暑熱環境の影響が栄養水準によって異なり不断給与区で観察された血清TC濃度の減少は飼料摂取量の減少と関連があると考えられる。血清TC濃度は不断給与区で夏季に一時的に減少したものの肥育過程を通してみるといずれの区でも増加がみられた。H-H、L-H、L-L区のTC濃度がプラトーに達する月齢はそれぞれ14、18、24ヶ月齢と肥育パターンによって異なり栄養水準の低い区でTC濃度の増加が遅くなるように思われた。ラットを用いた一連の研究で(Liepa et al., 1980; Bertrand et al., 1980a; Yu et al., 1980)、飽食給与によっては血清TC濃度は18ヶ月齢までに増加するのに対して飼料給与を60%に制限するとTC濃度の増加が30ヶ月齢まで遅れることなど、加齢に伴う生理学的変化が制限給餌により遅延することが報告されている。本

試験の H-H、L-L区での血清TC濃度の推移がラットでの報告と類似し、L-H区のTC濃度が増加する時期が H-H、L-L区のその中間であったことなどは、肉用牛の血清TC濃度も加齢に伴う生理学的変化として把握する必要があるのかもしれない。

肉用牛の血中 FFA濃度が絶食(Pothoven and Beitz,1975; DiMarco et al., 1981; Truscott et al,1983b)あるいは体重維持程度の飼料給与時(Blum et al., 1985; Peters,1986)には増加することが知られエネルギー欠乏を補うために脂肪組織から脂肪酸が動員されるためと考えられる。本試験の前期の血清 FFA濃度に栄養水準により違いがみられなかったことは、飼料給与量を不断給与の50%に制限しても肉用牛の血清 FFA濃度に差がなかったとの報告(Ellenberger et al.,1989)と一致しておりこの時期の脂肪の動員能には差がないものと思われる。肥育後期にいずれの区でも FFA濃度は高まったが飼料摂取量が制限された L-L区での変化は H-H、L-H区に比べると小さかった。肉用牛の増体量が不断給与区の67%になるように飼料給与を制限すると皮下と大網膜脂肪の脂肪分解活性は低いことが報告されている(Pothoven et al.,1975)ことから、脂肪組織からの脂肪酸の動員は肥育に伴って高まるものの脂肪動員能は栄養水準によって異なり制限給与区で低いように思われる。

前期の H-H区で血清GL濃度が高かったことは、栄養水準と血中GL濃度の関連についての報告(Ellenberger et al.,1989)と一致していた。飼料摂取量(Pothoven et al.,1975; Mills et al.,1989)や給与飼料のエネルギー含量(Scott and Prior,1980)の多い肉用牛では、皮下、腎臓周囲、大網膜脂肪の酢酸からの脂肪酸合成、関連酵素の活性の-highことが観察されている。グルコースは脂肪酸合成に必要な NADPHの産生やTGのグリセロール骨格として脂肪組織で利用されること(Hood et al.,1972)から、後期に H-H区でGL濃度が減少したこと、後期から不断給与された L-H区では前期の H-H区とは異なってGL濃度が増加しなかったことなどは、この時期の脂肪合成が活発に行なわれこのため血中のGLが利用されていることを示しているように思われる。

屠体成績と血液成分との関連について検討した研究は多い (Brungardt and Bray,1966; Miller and Sanchez,1970; 仙田ら, 1976; 沢崎と加納, 1977; 森田ら,1984; 西邑ら,1986)。本試験で観察された皮下脂肪の厚さとTG濃度、脂肪交

雑と FFA濃度の関係はそれぞれMiller and Sanchez(1970)と仙田ら(1976)、西
島ら(1986)によっても報告されており、とくに生体での肉質予測の指標として
血清 FFA濃度が有効であると考えられた。肉用牛の脂肪合成能が測定された報
告(Hood and Allen,1975,1978; Whitehurst et al.,1981)によると皮下、腎臓
周囲、筋肉間および背最長筋内脂肪のうち酢酸からの脂肪酸合成と NADPH産生
酵素の活性は肥育期間を通して筋肉内脂肪でもっとも低いことが明らかにされ
ている。筋肉内での脂肪蓄積が高まる肥育仕上期の血清 FFA濃度が高いことと
関連して、脂肪交雑と FFA濃度との間に比較的高い正の相関が認められたこと
は、血清 FFAの一部が直接、あるいはいったん肝臓にとり込まれて血中に搬出
される内因性TGの脂肪酸として筋肉内にとり込まれ、de novo に合成された脂
肪酸とともに筋肉内での脂肪合成に利用されるものと推測される。

第 5 節 摘 要

肉用牛の肥育過程でおこる生理的変化を血液成分の面から把握するため、ま
ずヒツジと肥育牛を用いて採血条件について検討し、さらに期間中同一飼料が
給与された品種と肥育パターンの異なる肥育試験牛を供試して、血液脂質成分
濃度の推移を調べ脂肪蓄積との関係について検討した。その結果次のことが明
らかになった。

1. 飼料給与後の経時的変化は血液成分により3つの類型に分けられ、こ
のうち明らかな変化がみられたTG、FFAも1日1回給与に比べると2回に
等分給与したばあいの方が変化の程度は小さかった。
2. 不断給与された肥育牛で採血時間を一定にしたばあい連続3日間の血
液成分濃度に差が認められなかったことは、時間を決めて採血したサン
プルを各肥育期の代表サンプルとみなしてよいように思われた。
3. ホルスタイン種に比べると黒毛和種の血清FFA濃度が高くGL濃度が低
かったことから、両品種の間で脂肪動員能や脂肪合成能に差がみられ黒

毛和種で高いことが推察された。黒毛和種では FFA濃度と、ホルスタイン種では飼料摂取量の増加と関連して血清TG濃度が増加したことは、前者が内因性TGの、後者では外因性TGの増加によると思われ脂肪の蓄積に血清TGの寄与していることが考えられた。

4. 黒毛和種とホルスタイン種の血清TL, TC, PL濃度は月齢で14ヶ月齢、平均体重がそれぞれ403kg、479kg までは増加しそれ以降一定レベルで保たれた。
5. 血清脂質のいずれの画分の脂肪酸組成にも肥育過程の体脂肪で明らかにされているような変化は認められず、これとは反対に黒毛和種のTGではパルミトレイン酸とオレイン酸の割合が減少しステアリン酸が増加したことからは、体脂肪での LPLを介したTGの脂肪酸のとり込みがモノエン酸に対して優先的に行なわれるようになることが考えられた。
6. 皮下と内臓脂肪の脂肪酸組成には品種間に差がみられ、黒毛和種のオレイン酸が多くパルミチン酸、ステアリン酸などは少なかった。これら体脂肪の品種間での違いは肥育終了時の血清 FFAの組成の差と類似していた。
7. H-H、L-H区の血清TC濃度が夏季に減少したことや H-H、L-H、L-L区の順にTC濃度の増加が遅くなったことなどはいずれも飼料摂取量の推移と類似しており、飼料摂取量とTC濃度との間に高い正の相関が認められたことは、肉用牛のTC濃度が栄養水準と関連の深いことが推察された。
8. 血清 FFA濃度は肥育後期に増加するものの H-H、L-H区の濃度が L-L区よりも高く、GL濃度は H-H区で後期に減少し、H-H、L-H区と L-L区の違いに差がみられなかった。これらのことは不断給与区の脂肪の動員能や合成能が制限給与区よりも高いことを示していると考えられた。

9. 屠体成績と血清成分の関連ではとくに脂肪交雑と FFA濃度との間に高い正の相関が認められ、肉質予測の指標としての FFAの有効性が示唆された。

第3章 成長に伴うラットの血液脂質成分の変化と脂肪蓄積との関係

第1節 緒言

動物体を構成するfat free basisでの化学的組成は成長に伴って、水分は減少し蛋白質と灰分が増加する。これらの成分の割合がほぼ一定となる時期が "chemical maturity"で、その ageは動物種により異なるものの寿命に対する割合はラット、モルモット、イヌ、ブタ、ウシ、およびヒトなど哺乳類ではかなり一定していることが明らかにされている(Moulton,1923)。これまでラットの体組成の変化については多くの研究が行なわれてきたが(Hatai,1917; Pickens et al.,1940;Nash,1942; Spray and Widdowson,1950)、そのほとんどは全屠体で検討されており肉用家畜の枝肉に相当する部位での組成については報告されていない。また成長に伴う脂肪の蓄積に関しては脂肪細胞のオスミウムによる固定法が開発され(Hirsch and Gallian,1968)、脂肪細胞の数と容量の変化の面から、Hirschらのグループにより広汎に研究が進められてきたものの(Knittle and Hirsch,1968;Hirsch and Han,1969;Johnson et al.,1973;Greenwood and Hirsch,1974; Faust et al.,1978,1979)、蓄積脂肪の脂質や脂肪酸組成の変化についての報告は少ない。

成長に伴うラットの脂肪蓄積の機構についてこれまで脂肪組織や肝臓での脂肪代謝の面から多くの研究が行なわれてきた。de novo 脂肪酸合成、glyceride-glycerol 合成と酸化(DiGirolamo and Rudman,1968;DiGirolamo et al.,1974;Holm et al.,1975;DiGirolamo and Owens,1976;Story et al.,1976;Olefsky,1977;Kritchevsky,1979;Francendese and DiGirolamo,1981;May,1982)、エステル化(Zinder et al.,1967;Reardon et al.,1973;Jamdar et al.,1984,1986)、リポ蛋白リパーゼ(Chlowverakis,1965;Nestel et al.,1969;Cryer and Jones,1978;Hietanen and Greenwood,1977)、およびホルモン感受性リパーゼ(Zinder and Shapiro,1971;Zucker,1972;Mangeniello and Vaughan,1972; Miller and Allen,1973;Giudicelli and Pecquery,1978;Yu et al.,1980;Bertrand et al.

,1980b)などの活性の変化について *in vitro* で検討され、脂肪組織についてはそのほとんどが雄ラットの精巣上体脂肪で研究されてきた。しかしながら、*in vitro* で測定された代謝活性は生体での機能を過大に評価するばかりが多く、それぞれの代謝の能力の指標とはなりえても必ずしも生体での機能を示すものではないこと (Mersmann, 1986)、*in vitro* では脂肪蓄積に対する血液脂質の寄与を十分には反映しない可能性のあること (Francendese and DiGirolamo, 1981) などが考えられている。また酢酸からの脂肪酸合成 (Benjamin et al., 1961)、グリセロキナーゼ (Persico et al., 1975)、リポ蛋白リパーゼ (Hartman, 1977)、ホルモン感受性リパーゼ (Hartman and Christ, 1977)、およびエステル化酵素 (Jamdar et al., 1981) の活性や細胞の再生増殖能 (Faust et al., 1977)、脂肪細胞の数と容量の変化の様相 (Cryer and Jones, 1980) などには部位の異なる脂肪組織の間で差のみられることが報告されている。このため脂肪蓄積については特定の脂肪組織だけでなく生体全体でも把握する必要があると考えられる。

そこでこの章では血清リパーゼ活性と肝臓からの脂質搬出量の測定法について検討し、化学的分析により成長に伴うラットの体組成の変化と蓄積脂肪の量的ならびに質的变化について調べ、さらに脂肪蓄積との関係について血液脂質成分、血清リパーゼ活性および肝臓からのTG搬出量の変化の面から検討した。

第 2 節 血清リパーゼ活性と肝臓からの 脂質搬出量の測定法について

ラットにおける脂肪蓄積についてはこれまで *in vitro* での種々の代謝の面から研究されてきたが、脂肪の代謝を把握するためには生体でも検討する必要があるように思われ、肥満ラットでは肝臓からのTG搬出量 (Robertson et al., 1973) やポストヘパリン血漿の脂肪分解活性 (Inoue and Murase, 1982) が高まっていることが報告されている。実験動物やヒトで肝臓からのTG搬出量 (松井ら, 1982) や血漿の脂肪分解活性 (福井と久城, 1972; 中井, 1980) について報告されているものの、実験条件が必ずしも一様ではなく測定法について検討する必要があるように思われる。このためラットを用いて、血清リパーゼ活性および肝臓からの脂質搬出量の測定のための実験条件について、絶食の有無と麻酔

法、薬剤投与後の採血時間および薬剤投与量などの面から検討した。

材料および方法

供試したのは平均体重307gのWistar系雄ラットで飼料は固型飼料を飽食させ、絶食を行なう場合は前日夕方から14～16時間飼料を給与せず水は自由飲水とした。飼育室の温度は 25 ± 2 ℃に保った。麻酔はエーテルおよびペントバルビタールナトリウムを用い、エーテルについては薬剤の投与と採血前に容器内で直接ラットに液が触れないようにして軽く麻酔した。ペントバルビタールナトリウムは体重100g当たり 5mgになるように腹腔内に投与し約10分後に採血と薬剤投与を行ない、麻酔後 1.5時間までは覚醒することがなかったのでそのまま薬剤投与後の採血を行なった。ヘパリンはヘパリン注射液（ノボ社製）を生理食塩水で希釈したのち体重100g当たり一定の割合になるように尾静脈内に投与して一定時間後に頸動脈より採血を行なった。血液は遠心分離ののち血清を得、リパーゼ活性測定時まで凍結保存した。大豆油を主体とした基質緩衝液中でポストヘパリン血清を一定時間反応させ、新たに放出される遊離脂肪酸（FFA）を福井と久城(1972)の方法で測定してポストヘパリン血清の脂肪分解活性（PHLA）を求めた。また 1.0M-NaClでリポ蛋白リパーゼ（LPL）活性が抑制されることを利用して（中井,1980）、肝臓由来のTGリパーゼ（H-TGL）活性を同時に測定し、PHLAと H-TGL活性の差を LPL活性とした。

肝臓からの脂質搬出量は非イオン系界面活性剤Triton WR 1339（半井化学製）投与後の血清脂質濃度の増加量から測定した。麻酔を行なったのち眼下静脈叢にヘマトクリット管を挿入してTriton投与前の血液を採取しTriton WR 1339を生理食塩水の溶液として、体重100g当たり一定の割合になるように尾静脈内に投与したあと一定時間後に採血を行なった。Triton投与後の採血が1回のときは頸動脈より行ない、経時的に採血するときにはTriton投与前と同様に眼下静脈叢より行なった。Triton投与後採血までは飼料を給与せず水のみ自由飲水とした。Triton投与前および投与後の血液は遠心分離により血清を得、脂質成分の測定時まで凍結保存した。血清TG、総コレステロール（TC）およびリン脂質（PL）濃度はそれぞれ福井と久城(1973)、Abell et al.(1952)およびBartlett

(1959)の方法で測定した。一定時間での各脂質濃度の増加量と全血清量からラットの肝臓からの各脂質の搬出量を求めた。なお全血清量はTriton投与前の体重の3.1%とした(Kellog,1974)。

結果および考察

血清リパーゼ活性は、ポストヘパリン血清と基質とを一定条件で反応させ、新たに放出される FFA量から求められる。そこで最初に血清と基質を37℃で振とうしながら反応させ、反応時間と放出される FFA量の関係について 3頭のラットの血清を用いて検討し、反応停止後の脂質抽出液中の FFAを測定したときの吸光度の変化を図8に示した。20分までは FFA量が直線的に増加するものの、25分以上では勾配が緩やかになった。福井と久城(1972)は本試験で用いた基質と同じ組成の基質とヒトの血清との反応時間について60分までは FFA量の放出が直線的であると報告しており、ラットとヒトとでは結果がやや異なるものと考えられ、以後のラットの血清と基質との反応は15分で行なった。

絶食と麻酔法の影響について、給餌・エーテル麻酔、給餌・ペントバルビタール麻酔および絶食・エーテル麻酔の3区を設けヘパリン投与(20IU/100g)10分後の血清を用いて調べた(各区n=4)。各区のPHLAの平均±標準偏差はそれぞれ 2.09 ± 0.13 、 2.01 ± 0.17 および $1.01 \pm 0.11 \mu \text{ moles FFA/ml/m}$ で、給餌時に比べ絶食時での活性が約 50%程度低かった。*in vitro* で測定した脂肪組織のLPL活性は絶食により低下するものの(Cherks and Gordon,1959; Cunningham and Robinson,1969;Delorme and Harris,1975)、横隔膜、心筋、および腎臓のLPL活性は変化しない(Cherks and Gordon,1959)ことが報告されている。このため絶食によりPHLAが低下したのは脂肪組織のLPL活性が低下したことによると思われる。給餌時の麻酔法の違いによりPHLAに差はみられなかったがエーテル麻酔ではヘパリン投与前とヘパリン投与後の採血時の2度麻酔を行なうのに対して、ペントバルビタール麻酔では1度の麻酔ですむことから、ヘパリン投与前の条件としては絶食を行わず麻酔はペントバルビタールで行なうことにした。

ヘパリン投与後の採血時間について検討するため、ヘパリン(20IU/100g)投

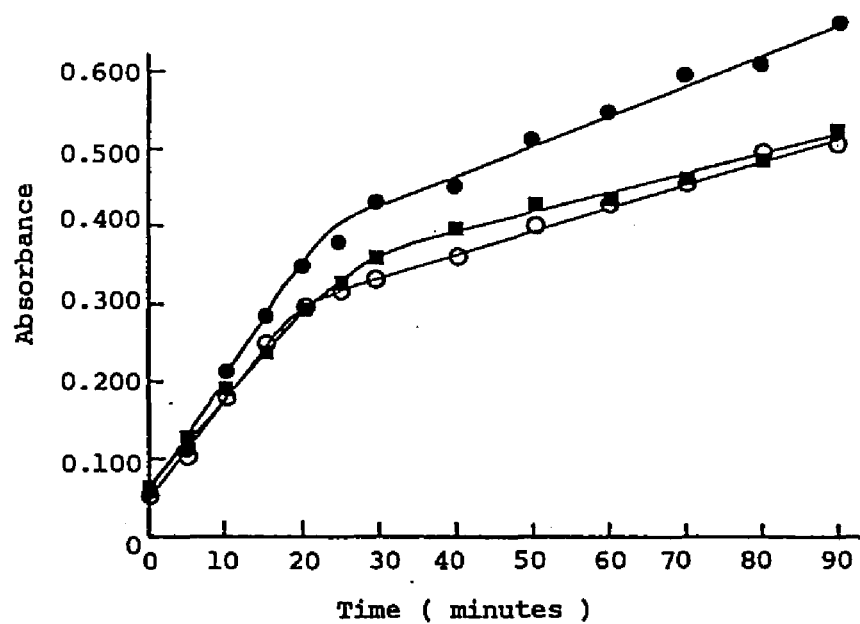


Fig. 8. The relationship of PHLA to incubation time with serum of three different rats.

与 1、5、10、20および40分後の血清リパーゼ活性を測定し、その結果を図9に示した(n=4)。ヘパリン投与後 5~10分の間でPHLAおよび LPL活性はピークとなりその後40分まで徐々に低下した。一方 H-TGL活性はピークとなる時間が明確でなく40分までの活性の変化はPHLAおよび LPL活性に比べて緩やかであった。ラットではヘパリン投与 2分後(Jansen and Hulsmann,1974)あるいは 3~10分後に(中井,1980)、ヒトでは10分後に(福井と久城,1972)、PHLAがピークとなることが報告されており、本試験の結果もほぼこれと一致していた。ヘパリン投与後の採血は 5および10分のどちらでも良いように思われたので、実験の煩雑さを回避するため10分後に採血を行なうことにした。

投与するヘパリンの薬量については、0.4、2、10、20および 50IU/100gの 5水準を設け、投与10分後での活性を測定した結果を図10に示した(n=4)。2から20 IU/100gまでヘパリン投与量を増やしたときのPHLAおよび LPL活性の増加が顕著であり、さらに 50IU/100gまで薬量を高めても活性の増加の程度は緩やかであった。Jansen and Hulsmann(1974)と中井(1980)はラットのPHLAがプラトーに達する投与量が10~12IU/100gと報告しており、本試験の結果はこれらに比べて多かった。50IU/100gのヘパリン投与で血清リパーゼ活性は最大にはなるものの、20IU/100g の投与量で血清リパーゼ活性の測定は充分に行ないうると思われた。

Tritonは血清リポ蛋白を coatingして異化を抑制し、その結果血清からの脂質の消失を阻害あるいは遅延させることによって高脂血症をもたらすと考えられている薬剤であり(Schotz et al.,1957;Schurr et al.,1972)、肝臓からの脂質搬出量はTriton投与による血清脂質濃度の増加量から求められる。絶食および麻酔法の影響について、給餌・エーテル麻酔、給餌・ペントバルビタール麻酔および絶食・ペントバルビタール麻酔の3区を設けTriton投与(40mg/100g) 1.5 時間後の血清で検討した(n=6)。各区のTG搬出量の平均±標準偏差はそれぞれ 0.363 ± 0.074 、 0.314 ± 0.099 および 0.252 ± 0.033 mg/m で給餌・エーテル麻酔に比べて給餌・ペントバルビタール麻酔では15%程度少なく、またペントバルビタール麻酔での給餌時に比べて絶食時では20%程度少なかった。絶食によりTG搬出量が14%減少することが報告され(Otway and Robinson,1967)、本試験の結果もこれと一致した。麻酔法の影響については報告されていないが、ペ

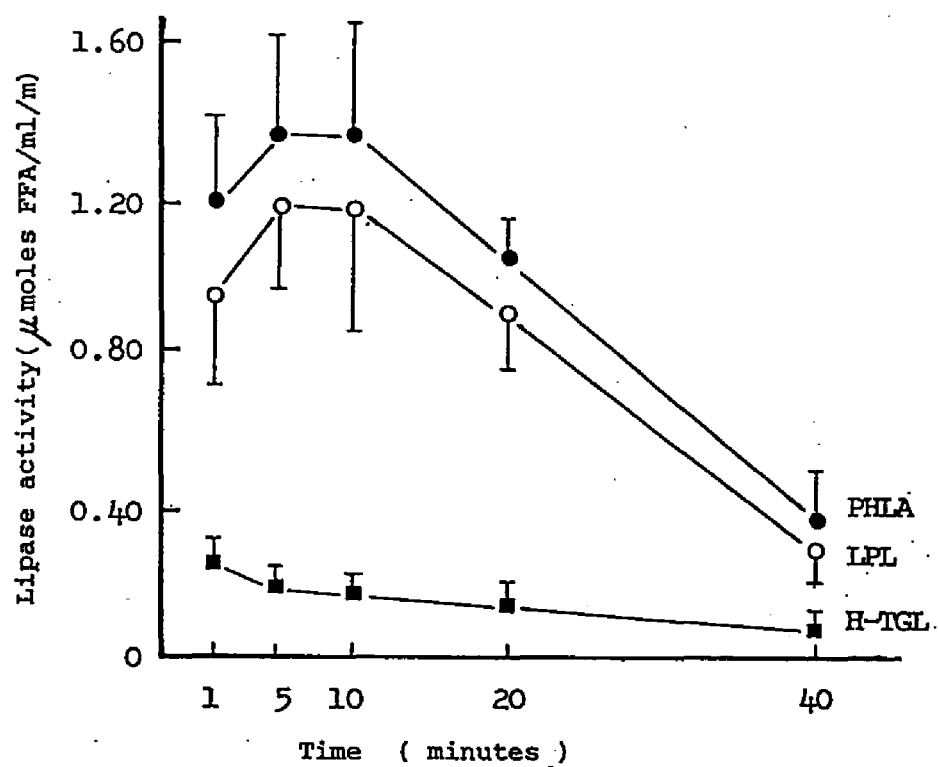


Fig. 9. Time course of changes in lipase activities after intravenous administration of 20IU/100g heparin in the rats.

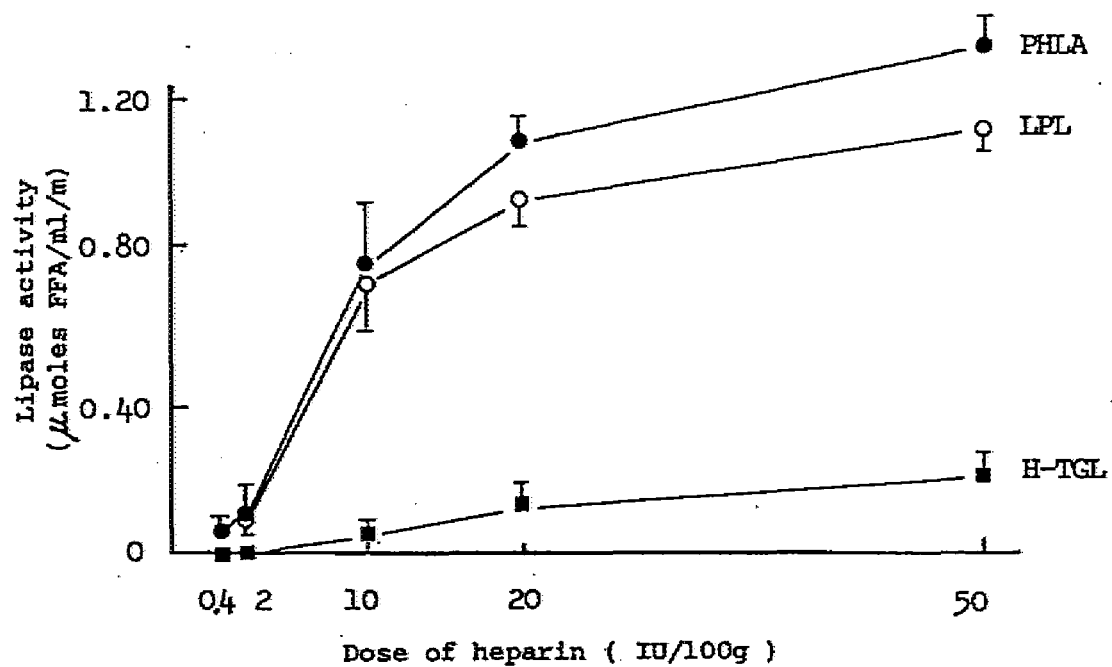


Fig. 10. Serum lipase activities at 10 minutes after various doses of heparin administration in the rats.

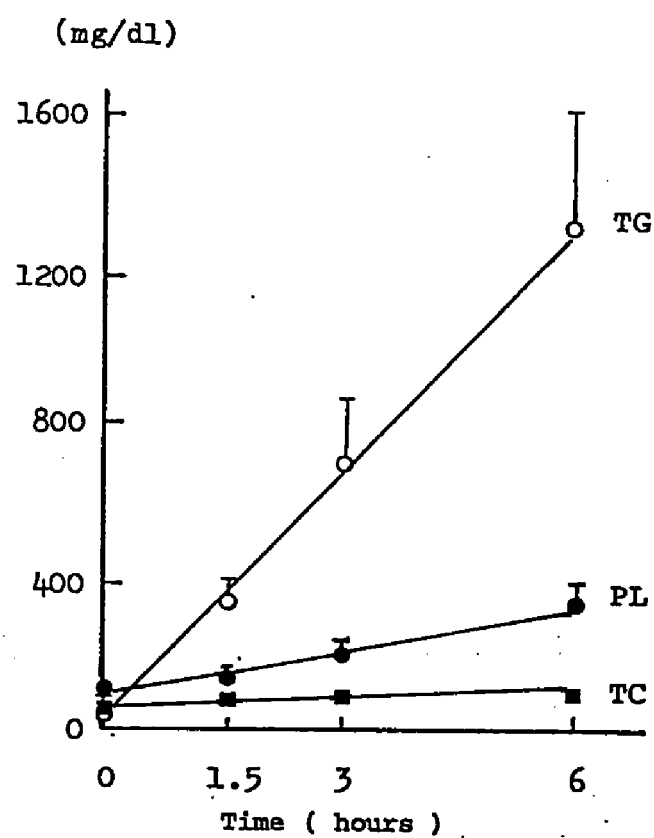


Fig. 11. Time course of changes in serum lipid concentration after intravenous administration of 40mg/100g Triton WR 1339 in the rats.

Table 9. Triton dose lipid secretion response in the rats.

	Triton dose (mg/100g)			
	10	20	40	60
	secretion rate (mg/m)			
TG	0.328 ± 0.059 ^a	0.357 ± 0.072 ^a	0.508 ± 0.070 ^b	0.314 ± 0.073 ^a
PL	0.036 ± 0.014 ^a	0.068 ± 0.033 ^{a,b}	0.076 ± 0.019 ^{b,c}	0.038 ± 0.024 ^a
TC	0.035 ± 0.008	0.044 ± 0.009	0.047 ± 0.014	0.043 ± 0.019

Values are mean ± standard deviation.

Means in the same column with unlike superscripts are significantly different(a,b and c: P<0.05).

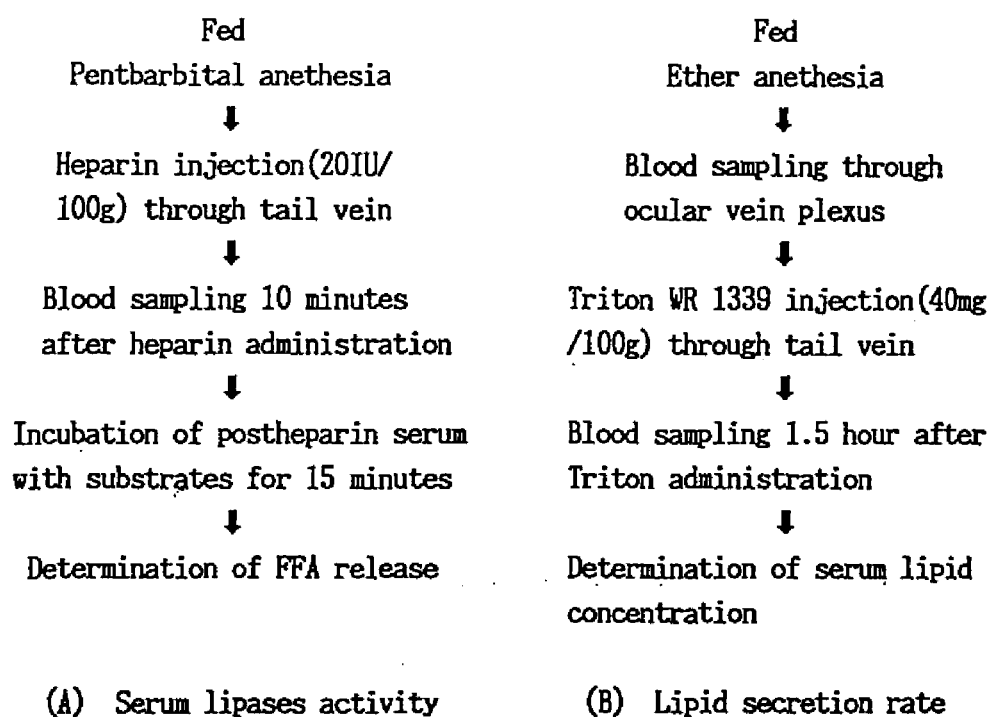


Fig. 12. Procedure for determination of serum lipases activity and hepatic lipid secretion rate in the rats.

ントバルビタール麻酔を行なうとTriton投与前の採血時やTriton投与後に死亡する個体がみられたので、Triton投与前の条件としては絶食を行なわず麻酔はエーテルで行なうことにした。

Triton投与後の採血時間について調べるため、6頭のラットを用いて投与前とTriton投与(40mg/100g)1.5、3 および 6時間後の血清脂質濃度の経時的変化について検討した結果を図11に示した。6時間後まで血清TG、PLおよびTC濃度はいずれも直線的に増加したが投与前の濃度に対する6時間後の濃度はそれぞれ4.6、3.0および2.4倍となりTGの増加がもっとも大きくTCの増加は小さかった。Triton投与3時間後までの血清TG濃度が直線的に増加すること(0tway and Robinson, 1967)、TCに比べTriton投与後のTGおよびPL濃度の増加の程度が大きいこと(Friedman and Byers, 1953)などが報告されており、本試験の結果もこれらと一致した。肝臓からの脂質搬出量の測定はTriton投与1.5時間での血清脂質濃度の増加量から求めることにした。

投与するTritonの薬量の影響については10、20、40 および 60mg/100gの4水準を設け投与1.5時間後の血清脂質濃度の増加量から求められた結果を表9に示した(各n=4)。投与量が10から40mg/100gの間では投与量の増加に応じて脂質搬出量が増加する傾向がみられ、60mg/100gまで増やすとかえって減少した。このため肝臓からの脂質搬出量を測定するためのTritonは40mg/100gを投与することにした。

以上のことからラットの血清リパーゼ活性と肝臓からの脂質搬出量の測定法についてまとめたのが図12である。血清リパーゼ活性は絶食せずにペントバルビタール麻酔を行ない、ヘパリンを20IU/100g静脈内に投与して10分後に採取した血清を基質と15分間反応させて測定し、肝臓からの脂質搬出量は絶食せずにエーテル麻酔を行ないTriton WR 1339を40mg/100g静脈内に投与して1.5時間後の血清脂質濃度の増加量から測定することが適当であると考えられた。

第 3 節 成長に伴う体組成および蓄積脂肪の変化

ラットの体組成の変化については多くの研究が行なわれ、50~100日齢で“chemical maturity”(Moulton, 1923)に達すること、飼育温度、性、栄養条件な

どにより脂肪の蓄積程度が異なってもそれ以降のfat free basisでの水分、蛋白質および灰分の割合は影響を受けないことなどが報告されている(Spray and Widdowson,1950;Babineau and Page,1955; Guggenheim and Diamant,1959).しかしながら、これらの研究のほとんどは消化管内容物あるいは消化管を除いた全屠体で検討され、肉用家畜の枝肉に相当する部位での化学的組成については報告されていない。また成長に伴う脂肪蓄積に関連してはHirschらのグループにより脂肪細胞の数と容量の変化の面から広汎に研究が進められてきたものの(Knittle and Hirsch,1968;Stern and Greenwood,1974;Faust et al.,1979)、蓄積脂肪の脂質や脂肪酸組成の変化についての報告は少なく十分には検討されていない(Benjamin et al.,1961;Gellhorn et al.,1962).とくにブタ(Sink et al.,1964; 大武ら,1975;Scott et al.,1981)の脂肪では肥育が進むにつれて飽和脂肪酸が増加するのに対して、肉用牛(Waldman et al.,1968; Hecker et al.,1975;Leat,1975; 三橋ら,1988)では不飽和脂肪酸が増加することが明らかにされていることから、これらの肉用家畜との比較の上からラットでも検討する必要があると思われる。このためラットを用いて、枝肉の化学的組成および体脂肪の脂質と脂肪酸組成の面から、成長に伴う体組成および蓄積脂肪の変化について検討した。

材料および方法

供試したのはWistar系雄ラット32頭で 4週齢で搬入し 1週間の予備飼育のち 3頭ずつの群飼を行ない 5、20、35および53週齢まで飼育した。飼料は固型飼料を飽食させ水は自由飲水とし、飼育室の温度は $23 \pm 2^{\circ}\text{C}$ に保った。給与飼料の一般成分と飼料中に含まれる脂肪の脂肪酸組成を表10に示した。各週齢まで飼育したあと体重測定を行ない、エーテルで軽く麻酔したのち頸動脈より放血し屠殺した。屠体の解剖は肉牛の解体整形方法に準じて行ないその概要については図13に示した。内臓、尿生殖器、心臓および肺を切除し腎臓脂肪は残して化学的成分の分析のための枝肉とした。精巣脂肪は精巣と精巣上体に付着する脂肪と、輸精管に沿って腹腔まで付着する脂肪を採取した。内臓脂肪は内臓に付着する脂肪で腸間膜を含めて採取した。枝肉と体脂肪は重量を測定したの

Table 10. Chemical and fatty acid composition of the experimental diet.

chemical composition		fatty acid composition	
	(%)		(%)
moisture	8.7	C10	0.80
crude protein	24.8	C14	0.57
crude fat	4.4	C16	14.38
crude fiber	3.5	C16:1	1.13
crude ash	7.0	C18	2.27
nitrogen free extract	51.6	C18:1	25.70
		C18:2	49.64
		C18:3	5.51

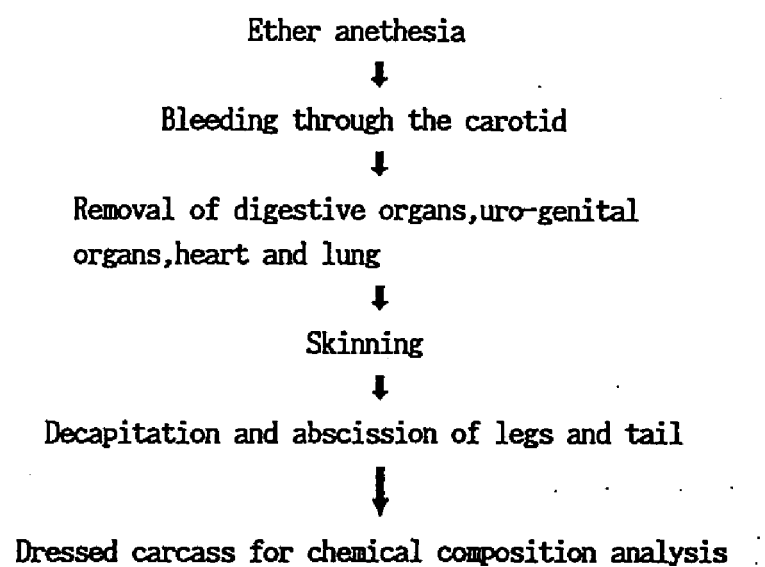


Fig. 13. Procedure for dissection of rats.

ち分析時まで凍結保存した。

枝肉は細断してミートチョッパーに 3 回通し、混和を繰り返して均一な試料としたあと水分、蛋白質、脂肪および灰分の分析に供した。各成分の分析は堀井ら(1971)の方法に準じて行ない N 量の 6.25 倍を蛋白質量とした(Pickens et al., 1940; Spray and Widdowson, 1950)。同一の試料を用いて、 $n=6\sim 8$ で 4 回反復して測定精度(林, 1973)について検討した結果、灰分割合の重複測定の再現性については変動係数(CV)が 6~10%とやや大きかったもののこれを除いてはいずれの成分割合の重複測定と日差再現性とも、CVは3%以内であった。体脂肪は重量の10倍量のクロロホルム/メタノール(2/1)混液と 2 倍量の蒸留水により脂質をクロロホルム溶液として抽出し、その一部を用いてTG、PL量をそれぞれ堀井と久城(1973)、Bartlett(1959)の方法で測定しそのあと体脂肪のTG/PLを算出した。内臓脂肪の同じ脂質抽出液を用いて、 $n=6$ で 4 回反復して測定精度について検討した結果、TG、PL量(mg/0.1ml抽出液)の重複測定と日差再現性についてはCVがいずれも5%以内であり、TG/PLの日差再現性もCVは2.4%と小さかった。体脂肪のTG画分の脂肪酸組成については、体脂肪の脂質抽出液の一部を、薄層クロマトグラフィー(TLC)を行なって分画し、ナトリウムメトキシド法(山川, 1974)によりトランスメチル化を行ない、ヘキサンで抽出したのち再び TLCにより脂肪酸メチルエステル画分を得、ヘキサン溶液としてガスクロマトグラフィーにより分析した。ガスクロマトグラフは日立製 163形を用い、固定相担体 Shimalite AW(80/100mesh)に液相 Shinchrom E-71を5%含む充填剤を使用した。カラムと注入口の温度はそれぞれ 220、250℃とし、検出器は水素炎イオン化検出器を用いキャリアーガスは N_2 を用いた。日立製 833形クロマトデータ処理装置を使用して、各脂肪酸のピークの面積と相対面積比較法による各脂肪酸の割合を測定した。脂肪酸メチルエステルのピークのうち C12、14~18および C20の飽和脂肪酸と C16:1、C18:1、C18:2、C18:3、C20:1および C20:4の不飽和脂肪酸の計13の脂肪酸は標準物質の保持時間と比較し、C10、21の飽和脂肪酸と C14:1、C15:1、C17:1、C19:1および C21:1の不飽和脂肪酸の計 7つの脂肪酸は炭素数法により推定した(今井と坂上, 1973)。これ以外のガスクロマトグラム上のピークは未同定として処理した。

同じ個体の内臓脂肪について、8ヶ所から任意にその一部を採取してTG/PL

を測定した結果CVが 12%と大きかった。またTG画分の脂肪酸組成についても同一個体の内臓脂肪で 4部位から任意に採取して検討した結果、C16、16:1および 18:2の割合の最大と最小値の差がそれぞれ 3.4、2.0および6.6%と大きかった。これらの結果は生体内で広い範囲に分布する内臓脂肪全体を採取しているためとも考えられたので、本試験では精巢脂肪と内臓脂肪の脂質組成とTG画分の脂肪酸組成の分析には採取した脂肪の一部を用いるのではなく、全体を用いて脂質の抽出を行なった。

結 果

5、20、35および53週齢まで飼育したラット各 8頭の体重の推移を 5週ごとに平均値で図14に示した。35と53週齢区の体重の推移はほとんど同じであったが、20週齢区は10週齢までは同様な増体を示したもののそれ以降での増体がやや劣った。20、35および53週齢区の20週齢での体重はそれぞれ 468、488 および 492gで他の区に比べると20週齢区の体重は 20gほど少なかった。各区の枝肉重量、枝肉歩留、枝肉の化学的組成の分析値から求めた各成分重量とその比について表11に示した。5から20週齢にかけて枝肉、水分、蛋白質、脂肪および灰分重量はいずれも顕著に増加し 5週齢に対する20週齢区の各重量はそれぞれ4.1、3.8、4.4、6.4および 5.2倍であった。20から35週齢の間でも枝肉と各成分重量は増加し、枝肉成分では絶対量としては水分の増加がもっとも大きかったものの比率としては脂肪の増加が著しく 2倍以上となった。35と53週齢区の間ではいずれの成分重量にも変化はみられなかった。枝肉の化学成分比のうち水分/蛋白質と蛋白質/灰分は類似した変化を示し、5から20週齢にかけて減少し20週齢以降ではほぼ一定に保たれた。各週齢の枝肉のwet weight basisと fat free weight basisの化学的組成を平均値と標準偏差でそれぞれ図15と16に示した。wet weight basisでは、5から35週齢の間に水分は72.1から 61.1%に減少するのに対して、脂肪は逆に6.1から16.5%に増加し互いに相補的な変化を示した。35から53週齢の間では水分と脂肪はほぼ一定に保たれたが個体差はかなり大きく、蛋白質はほぼ18.5%で一定していた。5、20、35および53週齢の灰分はそれぞれ 2.9、3.7、3.5%で 5週齢に比べると20週齢以降での割合は

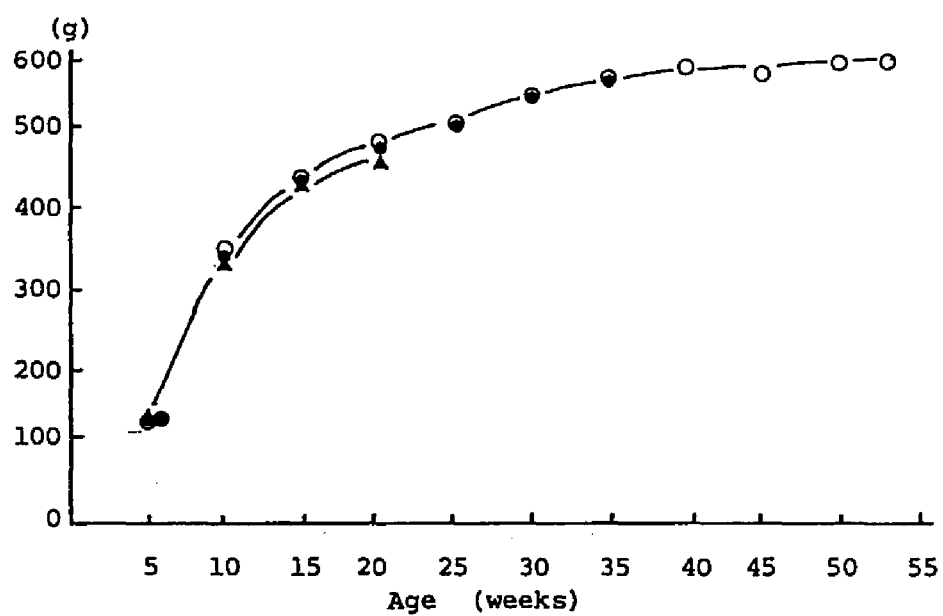


Fig. 14. Growth curves of rats.
The values are plotted for the means of 5(●),
20(▲), 35(●) and 53(○) weeks of age.

Table 11. Dressed carcass weight and chemical composition.

	Age (weeks)			
	5	20	35	53
n	8	8	8	8
body weight (g)	145± 8 ^a	468±48 ^b	572±66 ^c	596±51 ^c
dressed carcass weight (g)	54± 3 ^a	224±23 ^b	300±42 ^c	316±30 ^c
dressing percentage (%)	37.7± 3.3 ^a	48.0± 0.9 ^b	52.3± 2.2 ^c	53.0± 2.4 ^c
chemical component (g)				
water	39.2± 2.5 ^a	149.3±15.9 ^b	182.4±21.2 ^c	195.3±17.0 ^c
protein	9.9± 0.6 ^a	43.6± 4.5 ^b	55.1± 6.5 ^c	57.1± 5.0 ^c
fat	3.3± 0.8 ^a	21.2± 3.2 ^a	50.8±21.4 ^b	50.0±18.7 ^b
ash	1.6± 0.2 ^a	8.3± 0.9 ^b	10.4± 1.0 ^c	11.1± 1.1 ^c
chemical component ratio				
water/protein	3.95±0.07 ^a	3.43±0.04 ^b	3.31±0.04 ^c	3.42±0.06 ^b
protein/ash	6.36±0.46 ^a	5.29±0.42 ^b	5.29±0.27 ^b	5.15±0.17 ^b

Values are mean ± standard deviation.

Means in the same column with unlike superscripts are significantly different (a,b and c: P<0.05).

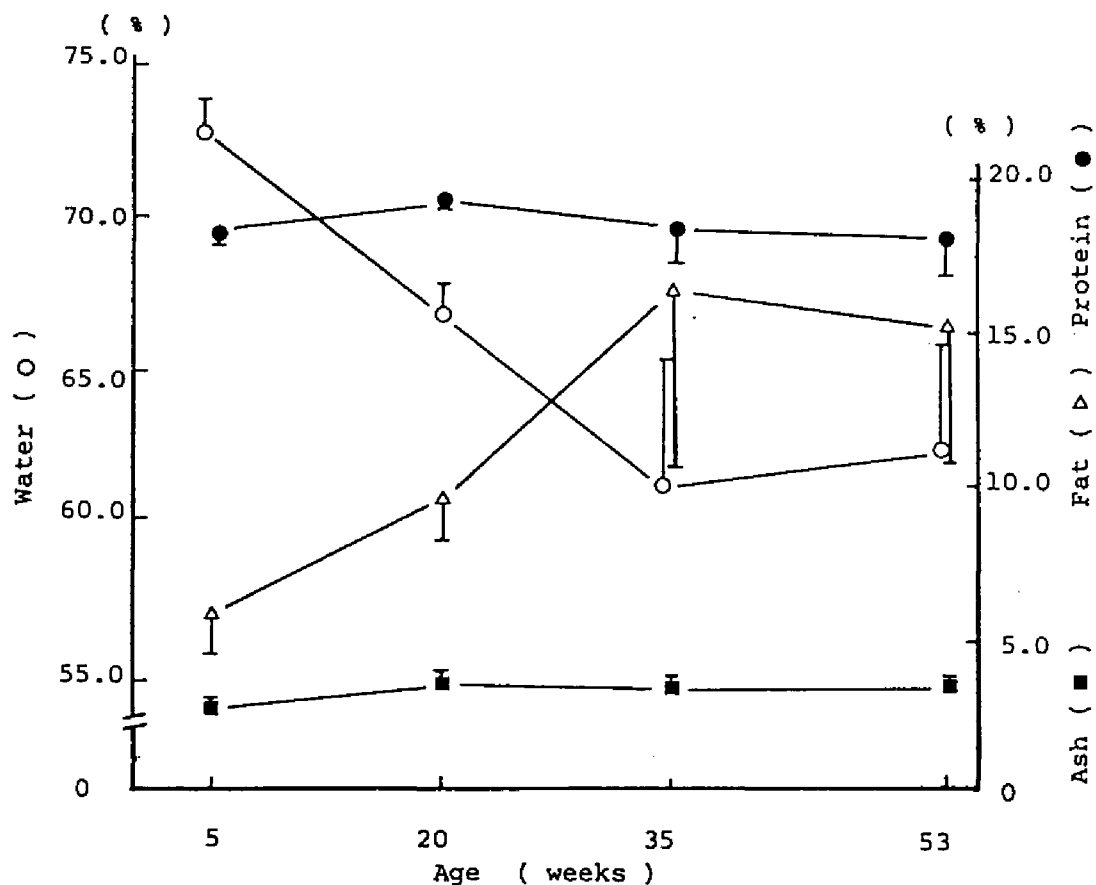


Fig. 15. Chemical composition of dressed carcass in rats from 5 to 53 weeks of age expressed on a wet weight. Mean values are plotted for water(O),protein(●),fat(Δ) and ash(■) percentage.

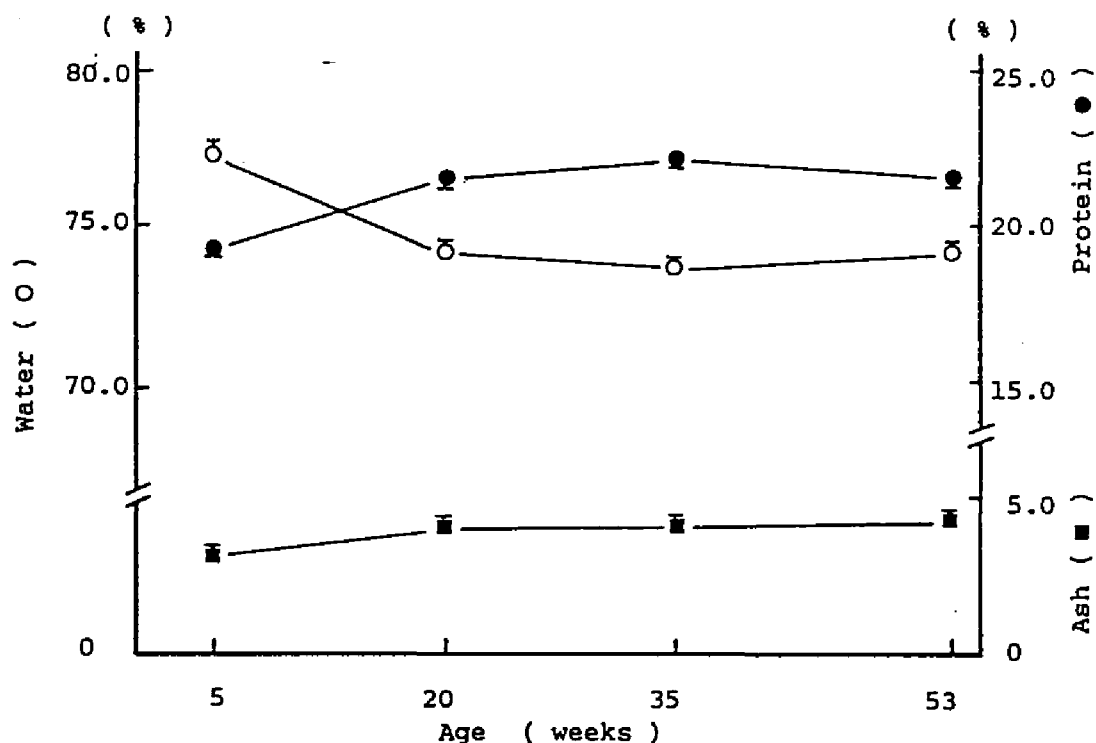


Fig. 16. Chemical composition of dressed carcass in rats from 5 to 53 weeks of age expressed on a fat free weight. Mean values are plotted for water(O),protein(●) and ash(■) percentage.

高かったが水分、脂肪よりも変化の程度は著しく少なかった。fat free weight basisでの 5週齢の枝肉水分、蛋白質、灰分はそれぞれ77.3、19.6、3.1%、20週齢の割合は74.2、21.7、4.1%で水分は減少し蛋白質と灰分が増加した。20週齢以降ではどの成分もほぼ一定に保たれ、wet weight basisでの表示に比べて fat free weight basisでは総じて個体差がかなり小さかった。

体脂肪の重量と体重 100g当たりの重量およびその脂質組成の変化を表12に示した。なお体脂肪の脂質抽出液 0.1ml中のTG、PL量と体脂肪重量との積がそれぞれ total TG、total PL equivalentで、体脂肪の重量に応じて一定の割合の溶媒を加えて脂質の抽出操作を行なったので、この値に一定の係数を乗じた値が体脂肪全体に含まれるTG、PL総量(mg/depot)である。5から20週齢の間で精巢脂肪の重量、TG総量およびPL総量相当量はそれぞれ、10.8、17.1および 2.7倍と顕著に増加した。20から35週齢にかけてはいずれもほぼ 1.5倍に増加したが20週齢までの増加に比べれば緩やかであった。53週齢の TG/PLの個体差がとくに大きかったのは 2個体のTG/PLが高かったことによるもので、これらの個体を除いたときの平均値±標準偏差は 1991 ± 1124 であった。35週齢以降でもTG/PLは増加したものの脂肪の重量や各脂質の総量には変化はみられなかった。5から20週齢の間で内臓脂肪の重量、TG総量とPL総量相当量および TG/PLはそれぞれ 5.6、13.9、2.4および6.1倍に増加した。35週齢のTG総量相当量とTG/PLの個体差が大きいのは 1個体のTG量がとくに多かったためで、この個体を除くとそれぞれ 94.96 ± 41.26 と 310 ± 106 であった。20から35週齢にかけて脂肪の重量とTG総量相当量で約 1.3倍と増加がみられるが20週齢以降での脂肪の重量や各脂質の変化は小さかった。

精巢脂肪と内臓脂肪のTGの脂肪酸組成と飽和脂肪酸、不飽和脂肪酸およびモノエン酸の総計ならびに脂肪酸比の変化を表13、14に示した。なお20種類の脂肪酸について測定を行なったが表にはその割合が0.6%以上であった 9つの脂肪酸についての結果を示した。精巢脂肪の飽和脂肪酸のなかではパルミチン酸が22~32%ともっとも多く、ラウリン酸、ミリスチン酸およびステアリン酸は 1~4%と少なかった。5から53週齢の間でパルミチン酸は31.8から 22.9%と直線的に減少した。他の飽和脂肪酸も同様の傾向を示したが20週齢以降でのラウリン酸の割合は 0.1%未満ときわめて少なくなった。不飽和脂肪酸のなかではオ

Table 12. Depot fat weight and lipid composition.

	Age (weeks)			
	5	20	35	53
testicular fat				
weight (g)	0.61±0.15 ^a	6.56±1.13 ^b	9.42±2.90 ^c	8.05±2.79 ^{b,c}
percent of body weight (g/100g body weight)	0.42±0.10 ^a	1.40±0.14 ^b	1.63±0.39 ^b	1.35±0.43 ^b
total TG equivalent	5.00±0.81 ^a	85.38±27.19 ^b	128.15±33.37 ^{b,c}	145.59±67.34 ^c
total PL equivalent	0.03±0.01 ^a	0.07±0.02 ^{a,b}	0.10±0.03 ^b	0.06±0.04 ^b
TG/PL ratio	216±68 ^a	1299±566 ^a	1398±576 ^a	3097±2259 ^b
splanchnic fat				
weight (g)	1.44±0.26 ^a	8.13±1.55 ^b	10.25±3.05 ^b	10.79±6.17 ^b
percent of body weight (g/100g body weight)	1.00±0.20 ^a	1.73±0.20 ^{a,b}	1.79±0.50 ^b	1.77±0.92 ^b
total TG equivalent	4.90±1.12 ^a	68.09±16.26 ^b	126.08±95.96 ^b	93.68±58.77 ^b
total PL equivalent	0.11±0.02 ^a	0.27±0.07 ^b	0.28±0.08 ^b	0.24±0.11 ^b
TG/PL ratio	44±6	269±111	625±896	421±177

Values are mean ± standard deviation.

Means in the same column with unlike superscripts are significantly different (a,b and c: P<0.05).

Table 13. Fatty acid composition of TG fraction of testicular depot fat.

	Age (weeks)			
	5	20	35	53
fatty acid (%)				
C12	0.8±0.2	trace	trace	trace
C14	2.6±0.2 ^a	1.2±0.1 ^b	1.0±0.2 ^b	0.8±0.1 ^c
C16	31.8±1.6 ^a	27.8±0.7 ^b	26.2±2.8 ^b	22.9±1.8 ^c
C16:1	5.5±0.7 ^a	4.8±0.5 ^{ab}	4.8±0.8 ^{ab}	4.2±0.7 ^b
C18	4.1±0.1 ^a	3.5±0.2 ^b	2.7±0.2 ^c	2.5±0.2 ^c
C18:1	26.2±0.4 ^a	27.0±0.5 ^a	28.5±1.0 ^b	31.4±1.1 ^c
C18:2	23.8±1.4 ^a	29.8±1.0 ^b	32.1±2.4 ^c	33.5±1.5 ^c
C18:3	1.3±0.2 ^a	1.8±0.1 ^b	1.6±0.3 ^b	1.2±0.1 ^a
C20:1	0.9±0.1	0.9±0.1	0.7±0.3	0.8±0.2
total (%)				
saturated fatty acids	40.5±1.2 ^a	33.8±0.7 ^b	30.9±2.9 ^c	27.0±2.0 ^d
unsaturated fatty acids	59.0±1.2 ^a	65.4±0.7 ^b	68.6±2.9 ^c	72.0±1.9 ^d
monoenoic acids	33.3±0.8 ^a	33.4±0.8 ^a	34.5±0.7 ^a	36.9±1.6 ^b
ratio				
unsaturated/saturated	1.46±0.07 ^a	1.94±0.06 ^b	2.24±0.29 ^c	2.67±0.25 ^d
C16:1/C16	0.17±0.02	0.17±0.01	0.18±0.02	0.19±0.03
C18:1/C18	6.37±0.15 ^a	7.87±0.54 ^b	10.66±0.56 ^c	12.65±1.41 ^d
C18+C18:1/C16+C16:1	0.82±0.05 ^a	0.94±0.03 ^{ab}	1.02±0.14 ^b	1.26±0.10 ^c

Values are mean ± standard deviation.

Means in the same column with unlike superscripts are significantly different (a,b,c and d: P<0.05).

Table 14. Fatty acid composition of TG fraction of splanchnic depot fat.

	Age (weeks)			
	5	20	35	53
fatty acid (%)				
C12	1.0±0.2	trace	trace	trace
C14	2.9±0.2 ^a	1.1±0.1 ^b	0.8±0.2 ^c	0.6±0.1 ^c
C16	34.5±2.3 ^a	29.4±1.4 ^b	27.1±2.7 ^{bc}	25.0±1.5 ^c
C16:1	4.3±0.7 ^a	3.2±0.4 ^b	2.7±0.5 ^{bc}	2.4±0.4 ^c
C18	4.0±0.2 ^a	3.7±0.3 ^a	3.3±0.2 ^b	3.2±0.3 ^b
C18:1	24.1±0.5 ^a	27.3±0.8 ^b	29.3±1.0 ^c	31.3±1.2 ^d
C18:2	24.6±2.3 ^a	30.4±1.1 ^b	33.0±2.1 ^c	33.0±1.5 ^c
C18:3	1.3±0.2 ^{ab}	1.4±0.2 ^a	1.2±0.1 ^{bc}	1.0±0.1 ^c
C20:1	0.8±0.1 ^a	1.0±0.2 ^a	0.9±0.4 ^a	1.2±0.2 ^b
total (%)				
saturated fatty acids	43.5±2.3 ^a	35.5±1.4 ^b	32.3±2.8 ^c	29.8±1.7 ^c
unsaturated fatty acids	56.2±2.2 ^a	63.9±1.3 ^b	67.3±2.7 ^c	69.6±1.6 ^c
monoenoic acids	29.7±0.9 ^a	31.9±0.9 ^b	33.1±1.2 ^b	35.3±1.3 ^c
ratio				
unsaturated/saturated	1.30±0.12 ^a	1.80±0.11 ^b	2.11±0.27 ^c	2.34±0.19 ^c
C16:1/C16	0.12±0.01 ^a	0.11±0.01 ^{ab}	0.10±0.01 ^b	0.10±0.02 ^b
C18:1/C18	6.09±0.29 ^a	7.34±0.56 ^b	8.93±0.74 ^c	10.02±1.46 ^c
C18+C18:1/C16+C16:1	0.73±0.06 ^a	0.95±0.07 ^b	1.11±0.14 ^c	1.26±0.09 ^d

Values are mean ± standard deviation.

Means in the same column with unlike superscripts are significantly different (a,b,c and d: P<0.05).

レイン酸とリノール酸が22~33%ともっとも多く、パルミトレイン酸は5%ほど含まれリノレン酸とエイコサモノエン酸は1~2%と少なかった。5から53週齢にかけてオレイン酸、リノール酸がそれぞれ5、10%増加しとくにリノール酸は20週齢まででの変化が大きかった。パルミトレイン酸は徐々に減少した。総モノエン酸は35週齢以降でわずかに増加し総不飽和脂肪酸は5から53週齢の間では直線的に増加した。脂肪酸比のうちC16:1/C16には変化はみられなかったが総不飽和脂肪酸/総飽和脂肪酸、C18:1/C18およびC18+C18:1/C16+C16:1は直線的に増加し、53週齢のC18:1/C18は5週齢のその2倍となった。内臓脂肪のパルミチン酸と総飽和脂肪酸の割合は精巣脂肪に比べると2~3%多かったものの、5から53週齢の間での各脂肪酸と不飽和脂肪酸や脂肪酸比の変化の様相はきわめて類似し、内臓脂肪の総モノエン酸は29.7から35.3%へとほぼ直線的に増加した。

考 察

成長に伴うラットの枝肉の化学的組成の変化をwet weight basisでみると水分と脂肪は互いに相補的な変化を示し、水分は5から35週齢までは直線的に減少しその後53週齢まで61~62%で維持された。屠体の水分と脂肪についても同様な変化を示すことが報告されている(Spray and Widdowson, 1950)。これに対して、fat free weight basisでは個体差が顕著に少なくなるとともに枝肉の化学的組成の変化の様相も異なった。5から20週齢の間では蛋白質と灰分が増加するのに対して水分は減少し、20週齢以降ではこれらの成分はほぼ一定となり水分は73~74%、水分/蛋白質は3.3~3.4であった。このため枝肉は20週齢で"chemical maturity"(Moulton, 1923)に達しているものと考えられる。fat free weight basisでのラットの屠体の化学組成が50~100日齢で一定となりそのときの水分は71~73%、水分/蛋白質は3.2~3.4であることが明らかにされている(Hatai, 1917; Light et al., 1934; Pickens et al., 1940; Babineau and Page, 1955)。このため本試験の20週齢以降の枝肉の化学的組成は、"chemical maturity"に達した屠体での結果とほぼ同じであると思われる。表11に示した結果に基づいて、成長に伴う枝肉重の増加量とその化学的組成の変化について

検討した結果を表15に示した。fat free weight basisでの枝肉の化学的組成に変化がみられた20週齢以前においては、枝肉増加にしめる蛋白質の割合が脂肪より多かった。これに対して20から35週齢の間での枝肉重の増加は $1/2$ に低下するものの、枝肉増加にしめる脂肪の割合は10.6から38.9%と 4倍に増加しこの時期の枝肉脂肪の増加が大きいように思われる。本試験の結果は体重増加量とその化学的組成の変化について全屠体で検討されたもの(Pickens et al., 1940)と類似していた。これらのことから、成長に伴うラットの枝肉での化学的組成の変化の様相はこれまでに消化管内容物あるいは消化管を除いた屠体で検討されてきた結果と同じであると考えられた。

枝肉中の脂肪重量、精巢および内臓の脂肪組織の重量は 5から35週齢にかけてそれぞれ15.4、15.4および 7.1倍に増加し(表11,12)、枝肉と精巢脂肪の増加の程度は同じであったが内臓脂肪重量の増加はこれらに比べると少なかったことから内臓脂肪は成長の早い時期に増加すると考えられる。脂肪組織でのTGの増加に関しては脂肪細胞数の増加と細胞容量の増大の 2つの要因が考えられ、いろいろの系統のラットの精巢上体脂肪を中心に検討されてきた(Knittle and Hirsch,1968; DiGirolamo and Mendlinger,1971; Johnson et al.,1971; Reardon et al.,1973;Cryer and Jones,1980)。本試験で供試したWistar系ラットでの体脂肪の増加とこれらの要因との関連性について検討された報告はみられないが、Sprague-Dawley系ラットの精巢上体脂肪では15週齢までは脂肪細胞数と容量がともに増加するのに対してそれ以降では細胞容量だけが増加することが明らかにされている(Hirsch and Han,1969;Greenwood and Hirsch,1974)。TGは脂肪細胞の脂肪球に蓄積しPLは細胞膜をはじめ細胞内小器官の主要な構成成分であり、本試験で検討した精巢脂肪のTG/PL、PL総量相当量の変化の様相が脂肪細胞数、細胞容量の変化のそれと類似しているように思われる。そこで精巢脂肪で得られた脂質組成の結果に基づいて脂肪組織のTG、PL総量および TG/PLと脂肪細胞数、容量との関連性について検討し、その結果を表16と図17に示した。なお表16ではSprague-Dawley系ラットの精巢上体脂肪の細胞数と容量についての報告(Hirsch and Han, 1969)をもとに 5~20週齢、20~53週齢および全期間にわけて示した。脂肪細胞数と容量がともに増加すると思われる 5~20週齢では脂肪重量とTG、PL総量および TG/PLとの間には高い正の相関が認めら

Table 15. Dressed carcass weight gain and chemical composition.

period (weeks)	dressed carcass weight gain (g/week)	chemical composition			
		water	protein	fat	ash
		(%)			
5-20	11.3	65.4	20.0	10.6	4.0
20-35	5.0	43.3	15.0	38.9	2.8
35-53	0.9	87.0	14.0	-5.8	4.8

Table 16. Correlation of fat weight with lipid parameters in the testicular depot fat.

period (weeks)	n	depot fat		
		total TG	total PL	TG/PL ratio
5-20	16	0.920**	0.944**	0.730**
20-53	24	0.367	0.876**	-0.206
all	32	0.758**	0.887**	0.300

** $P < 0.01$

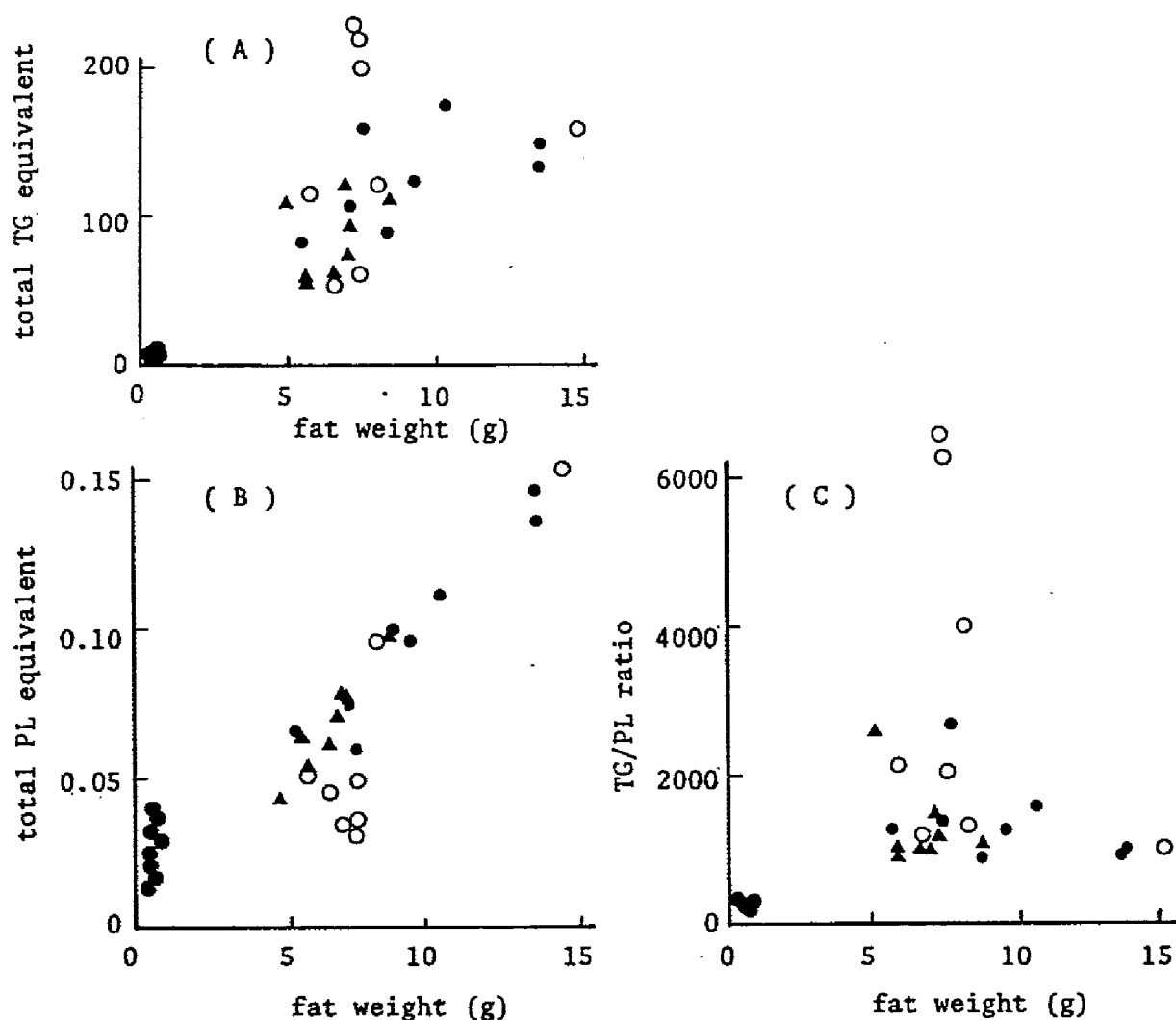


Fig. 17. Relationship between fat weight and lipid composition in the testicular depot fat. (A):total TG equivalent, (B):total PL equivalent, (C):TG/PL ratio. The values are plotted for the individuals of 5(●), 20(▲), 35(●) and 53(○) weeks of age.

れ、細胞数の増加を伴わずに容量の増大によってTGが蓄積すると考えられる20週齢以降ではPL総量との間でだけ高い正の相関が認められた。また53週齢のラットでPL総量相当量が35週齢の平均値よりも低くなった個体では精巣脂肪の重量も35週齢に比べて少なくなっているが(図17B)、これらの個体のTG/PLはいずれも35週齢と比べて同じかあるいはむしろ高かった(図17C)。Fischer 344系ラットを27ヶ月齢まで飼育して精巣上体脂肪の重量の減少がみられるとき、脂肪細胞の容量が減るだけであり細胞数は減少せずむしろ増加することが明らかにされている(Bertrand et al., 1980a)。本試験で供試した53週齢でのPL総量相当量とTG/PLの変化の様相はそれぞれFischer 344系ラットで報告された細胞容量と細胞数の変化の様相と一致すると考えられることから、体脂肪の脂質成分の分析によっても脂肪組織の発達の様相が把握できる可能性を示唆しているように思われる。

体脂肪へのTGの蓄積が増えるのに伴って、TG画分の飽和脂肪酸(ミリスチン酸、パルミチン酸、ステアリン酸)の割合が減少するのに対して不飽和脂肪酸(オレイン酸、リノール酸)は増加し、そのうちパルミチン酸、オレイン酸およびリノール酸の変化が大きかった。内臓脂肪のパルミチン酸の割合が精巣脂肪よりも2~3%多かったが脂肪酸組成は類似した変化を示した。これまでラットの体脂肪の脂肪酸組成の変化について調べられてはきたが、成長過程での設定時期や個体数などの面で必ずしも十分には検討されていない(Benjamin et al., 1961; Gellhorn et al., 1962)。ラットの乳脂肪中にはラウリン酸およびミリスチン酸の割合が高い(Benjamin et al., 1961)ことから本試験の5週齢のラットの体脂肪にこれらの酸が多かったのは哺乳期の母乳の影響であると考えられる。単胃動物では一般に飼料中に含まれる脂肪の脂肪酸組成によって体脂肪の脂肪酸組成は影響を受けることが知られ、脂肪酸組成の異なる脂肪を給与されたラットで体脂肪のTG、PL画分の脂肪酸組成が変化することが報告されている(Awad, 1981)。本試験で用いた飼料には表10に示したように脂肪が4.4%含まれリノール酸の割合が50%と最も多くオレイン酸とパルミチン酸を含めると全体の90%をしめた。給与した飼料中の脂肪の総不飽和脂肪酸/総飽和脂肪酸、C16:1/C16、C18:1/C18およびC18+C18:1/C16+C16:1はそれぞれ4.55、0.08、11.32および1.80であった。精巣と内臓脂肪のリノール酸の割合が5から35週

齢の間で 8%ほど増加したのは、動物ではリノール酸は生合成できないとされていることからこの期間に飼料から摂取したリノール酸の蓄積によるものと思われるが35週齢以降ではリノール酸の割合は変化しなかった。オレイン酸も 5 から35週齢にかけて増加したがリノール酸とは異なり35から53週齢の間でも 2 ～3%増加した。飼料中の脂肪に14%含まれるパルミチン酸は体脂肪では 5から53週齢の間で9%減少し、体脂肪の脂肪酸比も飼料中のそれとは異なり総不飽和脂肪酸／総飽和脂肪酸、 $C18:1/C18$ および $C18+C18:1/C16+C16:1$ が増加した。これらのことから体脂肪の脂肪酸組成には給与飼料の影響もみられるが、脂肪組織でのTGの蓄積が増すのに伴ってむしろその脂肪が質的に変化するものと考えられる。パルミチン酸は脂肪酸鎖の延長やモノ不飽和化を受け、パルミチン酸→パルミトレイン酸、パルミチン酸→ステアリン酸→オレイン酸の経路で代謝されることが明らかにされている(Imai,1961; Nugtern 1965; 大野, 1973)。精巢および内臓脂肪の $C18+C18:1/C16+C16:1$ 、 $C18:1/C18$ は 5から53週齢にかけてそれぞれ 1.5～2.0倍に増加したことからパルミチン酸の炭素鎖の延長、ステアリン酸からオレイン酸へのモノ不飽和化などの活性が高まることが考えられる。体重が増えるにつれて *in vitro*での酢酸からのパルミトレイン酸、オレイン酸の合成は著しく低下することがラットの精巢上体脂肪で報告されている(Gellhorn et al.,1962)。ラットでは脂肪組織よりも肝臓のデサチュラーゼの活性の高いことが明らかにされているので(Elovson,1965; Imai and Matuhashi ,1967; Wahle,1974)、成長に伴って肝臓での活性が高まっているのかもしれない。

成長に伴って体脂肪や枝肉中にTGの蓄積がみられることと体脂肪の脂肪酸組成の変化との関連を調べるために体脂肪の $C18:1$ 、 $C18:1/C18$ および $C18+C18:1/C16+C16:1$ と体脂肪の重量、体重および枝肉脂肪の割合などとの間の相関について検討した結果を表17に示し、そのうち体重、枝肉の脂肪重量と内臓脂肪の $C18:1/C18$ の関係を図18に示した。体脂肪の重量やTG総量と $C18:1/C18$ の間の相関係数は0.6～0.8と高い正の相関がみられ、脂肪組織でのTG蓄積が増すにつれて体脂肪の $C18:1/C18$ が高まることが確かめられた。体重、枝肉中の脂肪割合、重量などと体脂肪のオレイン酸の割合、 $C18:1/C18$ との間の相関も高く、精巢脂肪よりも内臓脂肪の脂肪酸組成との関係が強いように思われた。こ

Table 17. Correlation of fatty acid composition of depot fats with body weight and fat accumulation in the depot fats and dressed carcass.

	depot fat		body weight	carcass fat	
	weight	total TG		percentage	weight
testicular fat					
C18:1	0.458**	0.654**	0.703**	0.515**	0.630**
C18:1/C18	0.633**	0.712**	0.815**	0.700**	0.780**
C18+C18:1/C16+C16:1	0.376*	0.576**	0.671**	0.332	0.455**
splanchnic fat					
C18:1	0.773**	0.658**	0.884**	0.698**	0.800**
C18:1/C18	0.834**	0.707**	0.828**	0.776**	0.856**
C18+C18:1/C16+C16:1	0.587**	0.528**	0.799**	0.514**	0.631**

n=32, * P<0.05, ** P<0.01

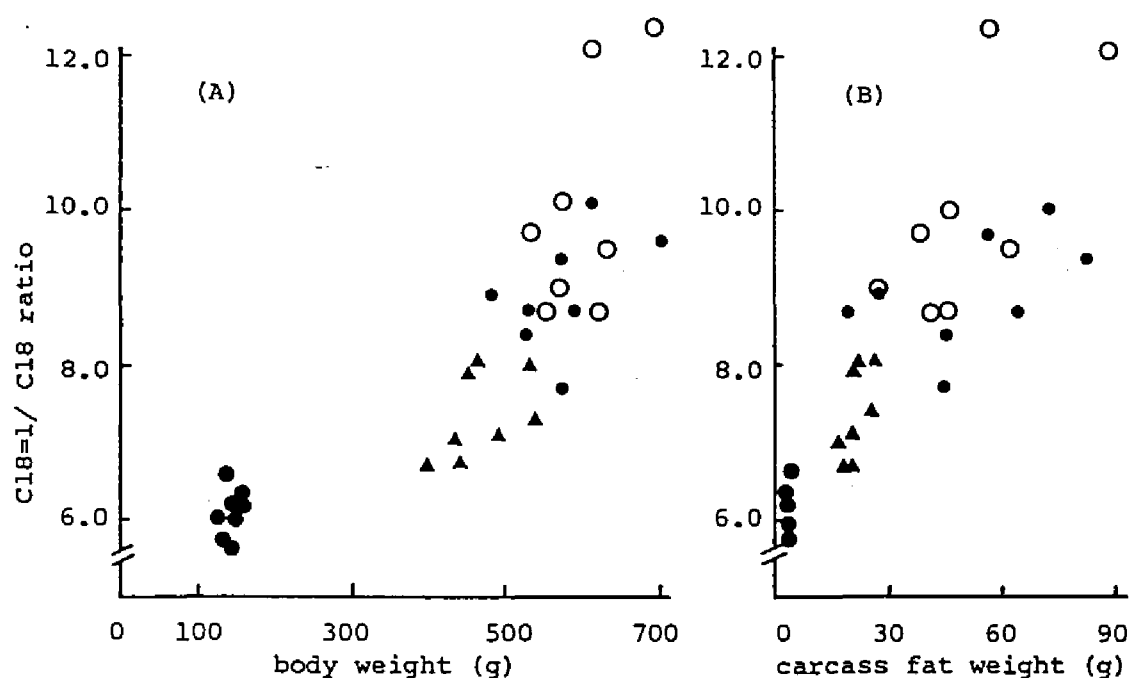


Fig. 18. Correlation of C18=1/C18 ratio in the splanchnic depot fat with body weight(A) and dressed carcass fat weight(B).

The values are plotted for the individuals of 5(●), 20(▲), 35(●) and 53(o) weeks of age.

のことは、枝肉脂肪や精巣脂肪に比べて内臓脂肪が成長の早い時期に増加することと何らかの関連があることを示しているとも考えられる。体脂肪の脂肪酸組成が精巣や内臓脂肪でのTG蓄積だけでなく枝肉の脂肪割合、脂肪重量との間にも関連性のあることが示されたことから、成長に伴って脂肪の蓄積が進むことが肝臓でのデサチュラーゼ活性を促進することが推測される。

第 4 節 成長に伴う血液脂質および

それに関連する血液成分の変化

前節において、ラットの体組成成分中の脂肪重量と蓄積脂肪の重量は 5 から 35 週齢の間で顕著に増加しそれ以降ではほとんど変化がみられないことが明らかにされた。脂肪の蓄積は合成および分解の相互関係に依存しており (Persico et al., 1975; Etherton and Allen, 1980; Vernon, 1986)、エネルギーバランスや種々のホルモンなどにより調節されている (Salans and Cushman, 1978)。これまで脂肪組織や肝臓での脂肪代謝の面からラットの成長に伴う脂肪蓄積の機構について多くの研究が行なわれてきた。脂肪組織での *de novo* 脂肪酸合成やインシュリンに対する反応性が低下すること (DiGirolamo et al., 1974; Holm et al., 1975; Olefsky and Reaven, 1975; Francendese and DiGirolamo, 1981; Jamder et al., 1986)、リポ蛋白リパーゼの全脂肪組織当たりの活性が増加すること (Hietanen and Greenwood, 1977; Cryer and Jones, 1978, 1980) などが報告され *glyceride-glycerol* 合成と酸化、エステル化およびホルモン感受性リパーゼの活性などについても検討されてきた。しかしながら、これらの脂肪代謝には部位の異なる脂肪組織の間で差がみられることが明らかにされており、脂肪蓄積の機構については特定の脂肪組織だけでなく生体全体でも把握する必要がある。生体でのエネルギーの輸送は、おもにトリアシルグリセロール (TG)、遊離脂肪酸 (FFA) およびグルコースとして行なわれこれらの血液中濃度は各組織のエネルギー要求に応じてホルモンなどにより調節されている。血清 TG はカイロミクロンおよび超低密度リポ蛋白 (VLDL) として腸、肝臓から搬出され、組織の毛細血管内皮細胞表面でリポ蛋白リパーゼ (LPL) により分解され脂肪酸がとり込まれる。血清 FFA はホルモン感受性リパーゼによる脂肪の分解により脂肪組

織から動員され、血清濃度に応じて組織にとり込まれる。肥満サンドラットの肝臓からのTG搬出量(Robertson et al., 1973)、視床下部性肥満ラットのヘパリン投与後の血漿 LPL活性(Inoue and Murase, 1982)などの増加がともに肥満の発症に関連のあることが報告されており、これらの測定法についてはすでに第2節で検討した。そこでラットを用いて血清脂質成分濃度、肝臓からのTG搬出量および血清リパーゼ活性などの面から成長に伴う脂肪蓄積との関係について検討した。

材料および方法

Wistar系雄ラット 113頭を 4週齢で搬入し、1週間の予備飼育ののち供試した。3頭ずつの群飼を行ない 5、20、35、および52週齢まで飼育した。飼料は固型飼料を飽食させ水は自由飲水とし、飼育室の温度は $23 \pm 2^{\circ}\text{C}$ に保った。各週齢まで飼育したあと体重を測定し血清脂質濃度、肝臓からのTG搬出量およびリパーゼ活性測定用の 3つの群に平均体重が揃うようにして分けた。なお血清脂質濃度測定用の群は53週齢で供試した。

血清脂質濃度の測定に供試したのは前節で体組成と蓄積脂肪の分析に用いたラットと同じ個体で、エーテルで軽く麻酔を行なったのち頸動脈より採血した。遠心分離によって血清を得、脂質濃度の測定と電気泳動によるリポ蛋白の分画を行なった。血清は冷蔵保存して採血後 2日以内に電気泳動を行なった。血清脂質濃度はTG、総コレステロール(TC)リン脂質(PL)および遊離脂肪酸(FFA)についてそれぞれ、福井と久城(1973)、Abell et al., (1952)、Bartlett(1959)および久城ら(1970)の方法で測定した。血清リポ蛋白の分画はアガロースゲルフィルムを用いて一定時間電気泳動を行ない、そのあとリポ蛋白、TGおよびTCについて浦田ら(1979)の方法で染色しデンストメータにより測定した。肝臓からのTG搬出量と血清リパーゼ活性の測定は第2節で検討した方法で行なった。血清リパーゼ活性の測定に供試したラットではヘパリン投与前にエーテルで軽く麻酔を行なって眼下静脈叢から採血し、血清TG濃度についても測定した。ペントバルビタールナトリウムを腹腔内に投与して麻酔を行なったあとヘパリン投与後の採血時までラットは蛍光灯下において保温した(Bagdade et al

.,1976; 四童子と武藤,1979)。なお肝臓からのTG搬出量とラットの1頭当たりの血清 LPL活性を求めるための全血清量はTriton WR 1339、ヘパリン投与前の体重の3.1%とした(Kellog,1974)。

結 果

5、20、35および52週齢まで飼育したラットはそれぞれ32、29、25および27頭で平均体重の5週齢ごとの推移を図19に示した。5週齢時の平均体重は135～145gで10週齢までは20、35、52週齢区の増体はほぼ同じであったが、20週齢での体重はそれぞれ469、492、505gで20週齢区の増体がやや少なかった。20週齢以降での体重は35週齢区が53週齢区よりもやや低く推移し35週齢での体重はそれぞれ567、583gであった。52週齢の体重は600gで35週齢以降での体重増加はわずかしみられなかった。

血清リポ蛋白分画、脂質成分濃度およびリポ蛋白-TGとTCの分布の変化を表18に示した。35週齢までの血清リポ蛋白の分布はVLDL、LDL、HDL画分がそれぞれ15～20、20～25、60%と一定していたが53週齢ではLDLの割合が増加しそのぶんHDL画分は減少した。血清TG濃度には変化はみられなかったもののリポ蛋白-TGの分布は53週齢でHDL画分の割合が増加した。血清TC濃度は5、20週齢に比べて35週齢以降で増加しHDL-TCの割合が多くなった。20、35および53週齢の血清FFAは5週齢の濃度のほぼ2倍であった。

肝臓からのTG搬出量の変化を、体重100g当たり(mg/h/100g)と1頭当たり(mg/m)で表19に示した。体重100g当たりのTG搬出量(TGSR)には変化はなかったが、1頭当たりのIGSRは体重の増加に伴って増加し35週齢でもっとも多かった。5、20、35および52週齢のTGSRの測定のためにTritonを投与する前に眼下静脈叢から採血した血清のTG濃度の平均±標準偏差はそれぞれ 98.4 ± 32.0 、 131.6 ± 37.0 、 138.8 ± 38.8 、 105.0 ± 29.4 mg/dlで20、35週齢のTG濃度が5、52週齢よりも高かった。

ヘパリン投与後の血清リパーゼ活性の変化を表20に示し、とくにリポ蛋白リパーゼ(LPL)は1頭当たりの活性(μ moles FFA/m)について求めた結果も示した。5から35週齢まではPHLAおよびLPL活性(μ moles FFA/ml/m)はほぼ同じ

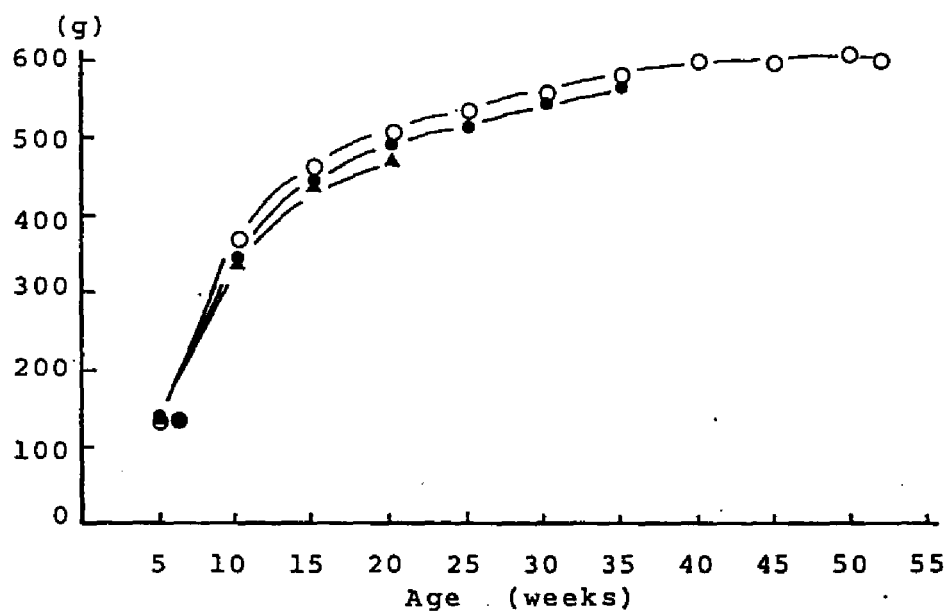


Fig. 19. Growth curves of rats.
The values are plotted for the means of 5(●),
20(▲), 35(●) and 52(○) weeks of age.

Table 18. Serum lipoprotein distribution and lipid concentration.

	Age (weeks)			
	5	20	35	53
n	8	8	8	8
body weight (g)	145± 8	468±48	572±66	596±51
lipoprotein (%)				
VLDL	17.1± 4.1	21.5± 3.5	15.3± 2.3	16.8± 7.9
LDL	20.4± 4.3 ^a	21.1± 2.7 ^a	23.9± 4.7 ^{ab}	28.6± 7.0 ^b
HDL	62.5 ± 5.5 ^a	57.3± 4.1 ^{ab}	60.8± 6.1 ^{ab}	54.6± 6.6 ^b
TG (mg/dl)	116.2±24.0	102.0±20.9	117.8±26.5	135.4±47.0
lipoprotein-TG (%)				
VLDL	69.3± 7.2 ^a	73.1± 7.8 ^a	73.5± 7.7 ^a	58.2± 6.7 ^b
LDL	22.1± 5.9	18.1± 4.7	22.1± 7.1	15.2± 8.3
HDL	8.6± 5.5 ^a	8.8± 4.3 ^a	4.5± 3.7 ^a	26.6± 3.0 ^b
TC (mg/dl)	88.6±10.1 ^a	82.6±10.7 ^a	115.0±14.1 ^b	140.6±31.8 ^b
lipoprotein-TC (%)				
VLDL	32.0± 7.0 ^a	26.3± 7.3 ^a	16.9± 6.2 ^b	23.7± 8.6 ^{ab}
LDL	19.5± 2.8	16.7± 3.4	15.4± 4.3	15.2± 3.4
HDL	48.5± 6.1 ^a	57.0± 8.5 ^{ab}	67.6± 9.9 ^b	61.1±10.8 ^b
PL (mg/dl)	164.7±19.9 ^{ab}	157.7±17.9 ^a	184.7±22.3 ^{ab}	197.4±37.3 ^b
FFA (μmole/l)	148±47 ^a	290±54 ^b	269±51 ^b	282±58 ^b

Values are mean± standard deviation.

Means in the same column with unlike superscripts are significantly different (a and b: P<0.05).

Table 19. Hepatic TG secretion rate.

	Age (weeks)			
	5	20	35	52
n	12	9	9	10
body weight (g)	138± 7	475±48	565±47	604±50
hepatic TG secretion rate (mg/h/100g)	15.228±2.965	16.971±2.811	16.737±2.649	15.303±1.256
(mg/m)	0.352±0.077 ^a	1.349±0.300 ^b	1.579±0.292 ^b	1.539±0.159 ^b

Values are mean ± standard deviation.

Means in the same column with unlike superscripts are significantly different (a and b: P<0.05).

Table 20. Serum lipases activity.

	Age (weeks)			
	5	20	35	52
n	12	12	8	9
body weight (g)	133±10	468±44	564±33	604±54
lipases activity (μ moles FFA/ml/m)				
PHLA	0.738±0.190 ^a	0.861±0.112 ^a	0.797±0.186 ^a	1.003±0.083 ^b
LPL	0.703±0.172 ^a	0.814±0.094 ^a	0.757±0.160 ^a	0.948±0.055 ^b
H-TGL	0.036±0.032	0.048±0.038	0.039±0.036	0.054±0.044
LPL activity (μ moles FFA/m)	2.870±0.616 ^a	11.827±1.851 ^b	12.787±2.133 ^b	17.800±2.319 ^c

Values are mean \pm standard deviation.

Means in the same column with unlike superscripts are significantly different (a,b and c: $P < 0.05$).

で52週齢で増加がみられ H-TGL活性には変化はみられなかった。1頭当たりの LPL活性(μ moles FFA/m)は体重の増加に伴い増加し、5週齢に対する20、35、52週齢の活性はそれぞれ 4.1、4.5、6.2倍であった。ヘパリン投与前に眼下静脈叢から採血した血清のTG濃度は 5、20、35および52週齢でそれぞれ 115.3 ± 22.0 、 98.7 ± 31.8 、 123.8 ± 31.2 および 77.5 ± 30.8 mg/dlで、52週齢のTG濃度が低かった。

考 察

本試験で供試した各週齢のラットを 3つの群に分け、脂質成分、TGSRおよびリパーゼ活性の測定を行なうとともにそのいずれでも血清TG濃度を測定した。その結果各群での 5から52週齢にかけてのTG濃度の変化の様相がやや異なった。そこで同じ週齢の 3つの群でのTG濃度の結果について分散分析を行なうと 5、20、35週齢では統計的な差はみられず($P>0.05$)、52~53週齢では脂質成分測定用とリパーゼ活性測定用の群間でのみ統計的に有意な差が認められた($P<0.01$)。このため 5、20、35週齢については全個体の結果をまとめてTG濃度の平均±標準偏差を求めるとそれぞれ 109.2 ± 27.2 、 109.8 ± 33.5 および 127.3 ± 32.8 mg/dlで 5から35週齢の間のTG濃度はほぼ一定であると考えられた。本試験で血清脂質成分の測定に供試したラットの体組成と精巢、内臓脂肪の脂質組成についてはすでに第3節で検討し、体組成成分中の脂肪の重量、蓄積脂肪の重量とTG総量は 5から35週齢の間に顕著に増加しそれ以降ではほとんど変化のみられないことが明らかにされた。このため本試験での血清脂質成分、TGSRおよび LPL活性の変化については、成長に伴い脂肪が蓄積される時期と生体の化学的組成が一定に維持されむしろ老化の過程にあるとも考えられる時期の、生理学的に異なる 2つの時期に分けて検討することが可能であるように思われる。

脂肪の蓄積がみられた35週齢までは 5週齢に比べて、血清 FFA濃度と 1頭当たりのTGSRや血清リパーゼ活性が増加した。ホルモン刺激のない条件(Hartman et al.,1971;Reardon et al.,1973)やカテコールアミンの存在下(Zinder and Shapiro,1971; Reardon et al.,1973)で *in vitro*の脂肪分解活性は増加するこ

とが観察されていることから血清 FFA濃度の増加は脂肪組織からの脂肪酸の動員が高まることを示すように思われる。肝臓でのTG合成にはおもに肝臓で *de novo*に合成されたり、血清から濃度依存性にとり込まれた脂肪酸が利用され (Woodside and Heimberg, 1978)、VLDLの形でTG搬出が行なわれる (Mayes and Felts, 1967)。脂肪酸はまた肝臓で酸化され、コレステロールエステルやリン脂質の合成にも利用される (Alpers and Isselbacher, 1975)。肝臓での酢酸からの脂肪酸の合成 (Dupont et al., 1972; Story et al., 1976) やアセチルCoAカルボキシラーゼ、脂肪酸合成酵素の活性 (Kritchevsky, 1979) は同じレベルで保たれるかあるいは増加することが報告されている。このため 1頭当たりのTGSRの増加は、肝臓での血清からの FFAのとり込みの増加と *de novo*脂肪酸合成によって肝臓でのTGの合成と搬出が増えることによるものと考えられる。生体組織にはリポ蛋白-TGに対する親和性の異なる LPLが存在し脂肪組織と骨格筋、心筋、腎臓などの LPL活性には給餌と絶食に対する影響に差があることが知られている (Bragdon and Gordon, 1958; Cunningham and Robison, 1969; Delorme and Harris, 1975; Linder et al., 1976; Tan et al., 1977; Borensztajn, 1979)。成長に伴う脂肪以外の組織の LPL活性の変化についてはほとんど検討されていないが、*in vitro*での脂肪組織の LPL活性は脂肪細胞および全脂肪組織当たりでは増加することが報告されている (Hietanen and Greenwood, 1977; Cryer and Jones, 1978, 1980)。本試験の血清 LPL活性の変化の様相は脂肪組織の LPL活性についての報告と一致するように思われる。酢酸、グルコース、ピルビン酸および乳酸などからの脂肪組織での脂肪酸合成は、成長に伴って減少するものの (DiGirolamo et al., 1974; Holm et al., 1975; Francendese and DiGirolamo, 1981)、glyceride-glycerol 合成 (Olefsky, 1977; Jamdar et al., 1986) やモノアシルグリセロールへの脂肪酸のエステル化酵素の活性 (Jamdar et al., 1986) は減少しないことが報告されている。以上のことから脂肪組織での脂肪酸の合成は減少しても、肝臓での血清からの FFAのとり込みの増加や *de novo*脂肪酸合成により脂肪組織に VLDL-TGとして供給される脂肪酸は増加し、LPLを介してとり込まれた脂肪酸がTG合成に利用され、この量がホルモン感受性リパーゼによって分解される脂肪よりも多いために脂肪の蓄積が増加するものと考えられる。

これに対して脂肪の正味の蓄積がほとんどなかった35～52週齢の間では血清の LPL活性が増加し血清 FFA濃度やTGSRには変化がなかった。脂肪組織の LPL活性については 300日齢までの様相について検討した報告(Cryer and Jones, 1980)がもっとも期間が長く、精巢上体、皮下および筋肉内脂肪の LPL活性は 200日齢以降ではほぼ同じレベルで維持されることが観察されている。このため本試験の血清 LPL活性の増加は、脂肪以外の組織での活性が高まることを示しているとも考えられる。一方肝臓での脂肪酸合成は 9から24ヶ月齢までほぼ同じであること(Story et al., 1976; Kritchevsky, 1979)、肝臓のTG濃度が20週齢に比べて50週齢で増加すること(Uchida et al., 1978)などが明らかにされている。このためこの時期には肝臓で脂肪酸の一部はTGとして蓄積され、VLDL-TGとして搬出された脂肪酸は脂肪以外の組織で多くとり込まれてTGとして蓄積されずにエネルギー源として利用され、その結果脂肪としての正味の蓄積がみられないのではないかと推測される。

血清TC濃度と HDL画分のコレステロールの分布は35週齢で増加し、TC濃度はその後も増加する傾向がみられた。コレステロール代謝については、成長に伴う脂肪の蓄積よりもむしろ加齢あるいは老化に関連させて多くの研究が行われてきた。そのうち血清TC(Kritchevsky and Tepper, 1964; Carlson et al., 1968; Hruza and Wachtlova, 1969; Dupont et al., 1972; Story et al., 1976; Kritchevsky, 1979) や HDL-コレステロール(Uchida et al., 1978; Malhotra and Kritchevsky, 1978) の濃度は増加することが報告され、本試験の結果はこれらと同じであった。

第 5 節 摘 要

成長に伴うラットの脂肪蓄積を血液成分の面から把握するため、血清リパーゼ活性と肝臓からの脂質搬出量の測定法について検討し、さらに固型飼料を飽食させて一定週齢まで飼育したラットにおける脂肪蓄積の量的ならびに質的な変化を調べ、血液成分の変化との関係について検討した。その結果次のことが明らかになった。

1. 血清リパーゼ活性は絶食を行わずにペントバルビタールで麻酔しヘパリンを 20IU/100g 静脈内に投与して10分後に採取した血清を用いて基質と15分間反応させて測定し、肝臓からの脂質搬出量は絶食を行わずにエーテルで麻酔しTriton WR 1339を 40mg/100g 静脈内に投与後 1.5時間での血清脂質濃度の増加量から測定するのが適当と思われた。
2. 枝肉の水分、蛋白質、脂肪および灰分の重量は 5から20週齢の間で 4～6倍に増加し、20から35週齢の間では脂肪が 2倍に増加した。35週齢以降ではいずれの成分にも変化はみられなかった。
3. wet weight basisでの蛋白質と灰分の変化は小さく、5から35週齢にかけて水分が減少するのに対して脂肪は増加し水分と脂肪は相補的な変化を示した。35週齢以降では体組成はほぼ一定に保たれたが、水分と脂肪の個体差はかなり大きかった。
4. fat free weight basisでの蛋白質と灰分の割合は 5から20週齢の間で増加するのに対して水分は減少し20週齢以降の体組成には変化がみられなかったことから、20週齢で体組成は "chemical maturity" に達しているものと考えられた。
5. 5から35週齢にかけて精巣と内臓脂肪の重量は増加したが、その増加の程度からは精巣や枝肉脂肪に比べると内臓脂肪が成長の早い時期に発達すると考えられた。
6. 精巣脂肪の TG/PL、PL総量の変化と脂肪細胞の数と容量の変化についての報告とを比較検討すると、蓄積脂肪の脂質成分を分析することによっても脂肪組織の発達の様相が把握できる可能性が示唆された。
7. 蓄積脂肪のTG画分の飽和脂肪酸(ミリスチン酸、パルミチン酸、ステアリン酸)の割合が減少するのに対して不飽和脂肪酸(オレイン酸、リノー

ル酸)は増加し、とくにパルミチン酸、オレイン酸およびリノール酸の変化が大きかった。これらの脂肪酸組成の変化には給与飼料の影響もみられたが脂肪組織へのTGの蓄積が増すのに伴い蓄積脂肪は質的にも変化するものと考えられた。

8. 精巢脂肪や内臓脂肪の C18:1/C18は 5から53週齢の間で 1.5~2倍に増加し蓄積脂肪の重量やTG総量との間に高い正の相関が認められた。また枝肉の脂肪割合、脂肪重量との間にも正の相関が認められたことから精巢や内臓脂肪でのTG蓄積だけでなく脂肪の蓄積が増すのに伴ってステアリン酸からオレイン酸へのモノ不飽和化酵素の活性が高まるものと推察された。

9. 5週齢に比べると20、35週齢の血清 FFA濃度と1頭当たりの肝臓からのTG搬出量および血清 LPL活性は増加し、血清TG濃度とリポ蛋白-TGの分布には変化がみられなかった。

10. 脂肪代謝の上からは肝臓における血清からの FFAのとり込みの増加とde novo脂肪酸合成により、VLDL-TGとして脂肪組織に供給される脂肪酸が増加することによって脂肪組織でのTGの合成が分解よりも多くなるために脂肪の蓄積が増加するものと推察された。

11. 血清TC濃度とHDL画分のコレステロールの分布が 35 週齢で増加し、TC濃度はその後も増加する傾向がみられた。

第4章 各種動物の血液脂質および それに関連する血液成分の 比較

第1節 緒言

肉用牛の肥育は体構成成分の上からは脂肪の蓄積が主体となる過程であり、全期間同一飼料を給与して肥育された肉用牛の血清FFA、TGおよびTC濃度は増加することが示された(第2章第3、4節)。一方ラットの成長過程では、枝肉の化学的成分のうち脂肪の割合が顕著に増加することが確かめられ(第3章第3節)、血清FFAとTC濃度は増加し1頭当たりの肝臓からのTG搬出量と血清LPL活性が高まることから、脂肪の蓄積に血液脂質の寄与していることが考えられた(第3章第4節)。肝臓からのTG搬出量(Schultz and Esdale, 1971; Reid et al., 1979)と血清LPL活性(Etienne et al., 1981)がヤギと乳牛で測定された報告はみられるが、これらについて肉用牛の肥育過程での変化を検討することには難しい点も考えられ、肉用牛での脂肪蓄積に、ラットで考えられた脂肪蓄積の機構がどのように位置づけられるかは興味のある課題である。

反芻動物では反芻胃内の微生物により飼料養分の発酵が行なわれるため、種々の代謝の面で単胃動物とは異なることが知られている。脂肪の消化吸収に関連しては反芻胃で脂肪が加水分解され不飽和脂肪酸はさらに微生物により水素添加を受け(Garton, 1965; Dawson and Kemp, 1970; Keeney, 1970)、反芻動物の胸管リンパ液中の脂質組成を単胃動物と比べるとTGの割合が少なくPLが多い(Dole and Hamlin, 1962; Felinski et al., 1964; Harrison and Leat, 1975; Palmquist, 1976)。また脂肪酸合成のための主要な前駆物質が単胃動物ではグルコースであるのに対して反芻動物では酢酸であること(Hanson and Ballard, 1967; Hood et al., 1972; Ingle et al., 1972)、脂肪酸の合成および不飽和化がおもに行なわれる組織(Leveille, 1967; Hanson and Ballard, 1967; Payne and Masters, 1971; Wahle, 1974)などにも違いがみられる。さらに脂肪の動員を促進するホルモンに対する脂肪細胞の感受性が単胃動物よりも反芻動物で低いことが報告されている(Prigge and Grande, 1971; Bauman, 1976)。

一方反芻動物と単胃動物の脂肪代謝や脂肪蓄積の様相については類似した面も少なくない。FFAの血液中での代謝回転はかなり早くその半減期が2~3分とほぼ一定していること(Havel and Fredrickson, 1956; Armstrong et al. 1961; West and Annison, 1964; Jackson et al., 1968)、体組成の変化に関して fat free basisでの水分、蛋白質および灰分の割合がほぼ一定となる "chemical maturity" (Moulton, 1923) 以後では体成分のうち、脂肪だけが增加すること (Murray, 1922; Pickens et al., 1940; Spray and Widdowson, 1950; Bailey et al., 1960) などが各種動物で報告されている。また成長に伴う脂肪の蓄積と関連して脂肪細胞の数と容量の変化の様相は類似している (Hirsch and Han, 1969; Anderson and Kauffman, 1973; Hood and Allen, 1973; Greenwood and Hirsch, 1974; Haugebak et al., 1974a; Hood and Allen, 1977; Hood and Thornton, 1979; Cianzio et al., 1985)。

そこでこの章では、血液脂質の搬送形態として知られているリポ蛋白の分布と血液脂質濃度、肝臓からの脂質搬出量および血清リパーゼ活性などの面から、反芻動物とラットを中心に比較検討した。

第 2 節 血液脂質濃度およびリポ蛋白-脂質 の分布における動物種による差異

動物の血清脂質のほとんどはグロブリンと結合したリポ蛋白として、また遊離脂肪酸はアルブミンと結合して、それぞれ循環血流中に溶解して搬送されている。血清リポ蛋白は密度やアポ蛋白の電荷の違いなどを利用して、それぞれ超遠心法 (Havel et al., 1955; Hatch and Lees, 1968) や電気泳動法 (Lees and Hatch, 1963; Hatch and Lees, 1968) により分画される。

動物種の違いや同一種においても系統、性、栄養条件などによりリポ蛋白の分布は変化するものの、各リポ蛋白画分の脂質組成は類似していることが報告され (Griell and McCarthy, 1969; Mills and Taylaur, 1971; Chapman, 1980)、反芻動物では乳牛のリポ蛋白の分布と脂質組成に及ぼす泌乳ステージの影響について同様のことが観察されている (Raphael et al., 1973; 平塚ら, 1984)。しかしながら血液脂質のリポ蛋白画分での分布について動物種間で比較された報告は

みられない。これまでリポ蛋白の分布については電気泳動法により測定されたものもみられるが、リポ蛋白画分の脂質組成はいずれも超遠心法により得られた各リポ蛋白画分で脂質成分が測定されてきた。近年、電気泳動後の支持体上での酵素による脂質定量法が開発され、リポ蛋白画分ごとに脂質成分が測定できるようになった。そこでこの方法を用いてリポ蛋白画分の脂質の分布と血液脂質成分濃度の面から動物種間で比較検討した。

材料および方法

供試したのは反芻動物（ヒツジ、ヤギ、ウシ）と単胃動物（ラット、イヌ、ブタ、ヒト）の計 7 種の動物で、各動物の性、品種、平均体重などを表 21 に示した。ブタを除いては成動物を用いた。乳牛は 2～6 産後の泌乳中のホルスタイン種を、繁殖牛は平均 7 歳齢で分娩前 2 ヶ月以内の黒毛和種を、また肥育牛は平均 27 ヶ月齢の黒毛和種去勢雄牛をそれぞれ用いた。ヒツジ、ヤギおよびウシでの採血は頸静脈より行ない、ラット、イヌおよびヒトではそれぞれ眼下静脈叢、前足橈側皮静脈および前腕静脈から採血し、ブタでは屠殺時に心臓から採血した。動物は通常飼育された状態でとくに絶食は行なわず午前中に、またヒトでは早朝空腹時に採血した。血液は遠心分離によって血清を得、第 3 章第 4 節で述べた方法を用いて各血清について TG、TC および PL 濃度とリポ蛋白、リポ蛋白-TG、TC の分布を測定した。血清は冷蔵保存して採血後 2 日以内に電気泳動を行なった。その際血清 TG、TC 濃度を先に測定し、血清濃度に応じてリポ蛋白-TG と TC 分画のために支持体に塗布する血清量を変え、脂質量が大体同じになるようにした。電気泳動により、血清リポ蛋白は原点から陽極側に向かって順に β 、pre- β および α リポ蛋白に分画され、これらはそれぞれ超遠心法による低密度リポ蛋白 (LDL)、超低密度リポ蛋白 (VLDL) および高密度リポ蛋白 (HDL) に相当すると考えられている (鈴木, 1983)。リポ蛋白-脂質の分別定量により測定された動物での報告がみられないので、超遠心法により得られた結果との比較を行なうためにここでは超遠心法による命名法を用いた。

結果および考察

Table 21. Experimental animals.

species	n	sex	breed	mean body weight
ruminants				
sheep	8	F	Merino	38kg
goat	6	F		27kg
cattle	6	F	Holstein(dairy)	
	4	F	Japanese Black(breeding)	458kg
	4	M*	Japanese Black(fattening)	564kg
non-ruminants				
rat	6	F	Wistar	350 g
	8	M	Wistar	488 g
dog	6	M	Beagle(3) and crossbreed(3)	9kg
pig	4	F	crossbreed	39kg
human	6	F	Japanese	52kg
	6	M	Japanese	63kg

M: male, F: female, M* :castrated male.

供試した各動物の血清リポ蛋白分画の結果を表22に示した。反芻動物、ラット、イヌでは HDL画分が50~70%と最も多く LDLは20~35%で、反芻動物での分布は相互に類似していた。ブタとヒトの HDL、LDLはともに40~50%とほぼ同じ割合となり、雄ラットのVLDL画分は他の動物に比べて多かった。リポ蛋白の分布についてはヒツジ(Mills and Taylaur,1971)、ヤギ(望戸ら,1981)およびウシ(Puppione,1978; 平塚ら,1984)の反芻動物やラット(Chapman,1980)、イヌ(望戸ら,1981)、ブタ(Mills and Taylaur,1971)およびヒト(伊藤と佐々木,1972; 鈴木,1983)で報告されているが、本試験の結果はそれらの報告と比べると反芻動物、ラット、イヌの HDL画分が10~20%少なく LDLは反対に10~20%多かったがブタとヒトでの分布はほぼ同じであった。

血清TG濃度とリポ蛋白-TGの分布の結果について表23に示した。ヤギとイヌでは VLDL、LDL画分の分離が不鮮明であったので両画分の分布をこみにして示した。ヒツジ、ヤギ、ウシのTG濃度の平均は20~35mg/dlと低く雄ラットで140mg/dlと最も高くなりイヌ、雌ラット、ブタおよびヒトでの濃度はこれらの中間であった。ヒツジとウマ(Leat and Baker,1970)、ヤギ(田中ら,1974)およびウシ(O'Kelly,1968; Davis and Brown,1970)で測定された血清TG濃度はいずれも 5~30mg/dlと低く、望戸ら(1981)もイヌ、ブタ、ヒトに比べるとヤギ、ウシ、ウマのTG濃度が著しく低いことを報告している。このため反芻動物を含めて草食動物の血清TG濃度は低いものと思われる。供試した動物のVLDLとLDL画分をこみにしたりリポ蛋白-TGの分布はいずれも55~90%の範囲にあり、ヒツジ、ウシ、ブタおよびヒトではそのうち40~70%は LDLに分布し、ラットではVLDL画分での分布が多かった。反芻動物でのTG分画については血清TG濃度が低かったことから電気泳動支持体に塗布する血清量を多くしたが、塗布量にも限界があるため酵素液による呈色が薄くなり測定上に問題があるように思われた。本試験の結果と比較するために、超遠心法により血清リポ蛋白を分画しその濃度と脂質組成が測定された報告に基づいてリポ蛋白-TGの分布を算出すると、ヒト(Mills and Taylaur,1971)では LDLよりVLDL画分での分布が多かったものの本試験の結果はラット(Malhotra and Kritchevsky,1978; 長沢ら,1978)とブタ(Mills and Taylaur,1971)での報告と一致している。これに対してヒツジとウシでのTGの分布は LDLよりも HDL画分でかなり多いこと(Mills

Table 22. The distribution of serum lipoproteins in different animals.

species	VLDL	LDL	HDL
	(%)		
sheep	4.9±3.6	35.5±4.2	59.6±4.9
goat	10.3±2.9	36.6±2.8	53.1±4.2
cattle (dairy)		25.9±9.0	74.1±9.0
(breeding)		33.7±5.5	66.3±5.5
(fattening)	4.6±2.2	32.4±3.6	63.0±3.2
rat (female)	12.9±9.9	28.5±9.8	58.6±6.8
(male)	33.2±5.8	17.8±3.0	49.0±7.1
dog	10.7±4.2	23.1±4.9	66.2±8.7
pig	17.3±5.4	43.3±5.7	39.4±1.0
human (female)	14.3±7.5	42.4±7.7	43.3±7.3
(male)	17.2±4.9	44.1±6.1	38.7±6.0

Values are mean ± standard deviation.

Table 23. Serum TG concentration and lipoprotein-TG distribution in different animals.

species	TG concentration	VLDL	LDL	HDL
	(mg/dl)	(%)		
sheep	26.9±13.7	25.6±10.1	46.9± 8.9	27.5± 7.7
goat	24.3± 2.4	78.6± 5.5		21.4± 5.5
cattle (dairy)	29.3± 8.7		54.3± 8.5	45.7± 8.5
(breeding)	23.4±18.3		68.6±11.4	31.4±11.4
(fattening)	35.9±16.7		74.4± 9.6	25.6± 9.6
rat (female)	45.2±16.0	46.1± 4.5	37.6± 5.7	16.3± 8.8
(male)	143.1±44.6	86.6± 4.8	13.4± 4.8	
dog	40.0± 6.9	100		
pig	66.5±13.9	8.0± 3.1	68.9± 2.4	23.1± 4.6
human (female)	53.7±19.6	35.1±27.7	52.3±30.4	12.6± 6.1
(male)	92.5±44.7	39.1±18.0	42.8±13.5	18.1± 8.6

Values are mean ± standard deviation.

and Taylaur,1971)、HDLにはほとんどTGの分布がみられず LDLよりもVLDL画分での分布が多いこと(Raphael et al., 1973)などが示され報告により違いがみられる。このような結果は本試験での電気泳動法による分画と同様に反芻動物の血清TG濃度が低いために、超遠心法により得られた各リポ蛋白画分のTGの測定結果が報告者により異なることを示していると考えられ、反芻動物のリポ蛋白-TGの分布については測定法も含めてさらに検討する必要があるように思われる。血清TGはカイロミクロンおよびVLDLとして小腸と肝臓から搬出されそれぞれ外因性および内因性TGの組織への輸送が行なわれている(McCullagh,1978; 山本,1983)。雄ラットではVLDL画分のTGの分布が85%と多かったもののヒツジ、ヒトでは25~40%で、むしろ血液中でのVLDLの代謝物とも考えられている(山村,1983;Havel,1984)LDL画分でのTG分布の割合の高い動物が多かった。このことはカイロミクロン、VLDLの血液中での代謝回転がLDL、HDLに比べるとかなり早いこと(Eisenberg and Levy,1975; Palmquist and Mattos,1978)に関連があると考えられる。

血清TC濃度とリポ蛋白-TCの分布について表24に示した。ヒツジ、ヤギ、ラットおよびブタのTC濃度の平均は65~85mg/dl、繁殖牛、肥育牛、イヌで120mg/dl、乳牛とヒトでは170~180mg/dlとさらに濃度が高かった。動物のTC濃度についてはヤギ(田中ら,1974)、ウシ(Bowden and Hironaka,1975)、ブタ(Baetz and Mengeling,1971)、ラット(Carlson et al.,1968)、イヌ(Alexander and Day,1973)およびヒト(Bierman,1973)での報告とほぼ一致している。反芻動物、ラット、イヌのリポ蛋白-TCはHDL画分での分布が60~85%と多くLDLでは15~40%であった。これに対してブタとヒトではLDL、HDL画分がそれぞれ55、40%でLDLでの割合が多く他の動物とはコレステロールの分布が異なった。リポ蛋白-TGと同様に超遠心法による測定結果に基づいてリポ蛋白-TCの分布を比較すると、本試験の結果はウシ(Raphael et al.,1973)、ヒツジ(Mills and Taylaur,1971)およびイヌ(Chapman,1980)での報告とよく一致している。また各画分での分布の割合はいくらか異なるもののブタとヒト(Mills and Taylaur,1971)ではHDLよりLDL画分が多いこと、ラット(長沢ら,1978;Chapman,1980)ではLDLよりHDL画分がかなり多いことなどでは同じであった。反芻動物のなかではヤギのLDL画分でのTCの分布がやや多かったがLDLに比べるとHDL画

Table 24. Serum TC concentration and lipoprotein-TC distribution in different animals.

species	TC	VLDL	LDL	HDL
	concentration			
	(mg/dl)		(%)	
sheep	66.6±12.5		32.6± 6.4	67.4± 6.4
goat	75.2±12.0		41.4± 6.1	58.6± 6.1
cattle (dairy)	181.4±39.9		14.1± 7.9	85.9± 7.9
(breeding)	115.2±25.0		24.3± 4.7	75.7± 4.7
(fattening)	124.8±18.8		27.5± 5.0	72.5± 5.0
rat (female)	84.5±12.6		18.4± 4.9	81.6± 4.9
(male)	80.4± 7.1		18.6± 4.9	81.4± 4.9
dog	124.9±44.3		16.2± 7.2	83.8± 7.2
pig	86.4±14.1	5.2± 2.8	54.5± 9.5	40.3± 6.8
human (female)	177.7±55.2	4.4± 1.6	53.4± 5.0	42.2± 6.4
(male)	169.3±36.8	5.5± 2.3	52.3± 7.8	42.2± 7.0

Values are mean ± standard deviation.

分での分布が多いことでは、反芻動物とラット、イヌの血清コレステロールの分布は似ているように思われる。血清TCはおもに LDLおよび HDLとして搬送され、これらのリポ蛋白はそれぞれ末梢組織へのコレステロールの供給と末梢組織でのコレステロールの生合成の調節および末梢組織の過剰なコレステロールを除去する機能を果たしている(McCullagh,1978;山本,1983)。ブタとヒトを除く動物では HDL画分のTCの分布が多かったが、ヒトではHDL-TC濃度と虚血性心疾患の発症率の間に高い負の相関が報告されていることから(Castelli et al.,1977;Miller and Miller,1975)、反芻動物ではラット、イヌなどと同様に動脈硬化症などの発生の少ないことが考えられる。

各動物の血清PL濃度の結果を表25に示した。ヒツジ、ヤギ、ブタのPL濃度の平均は90~100mg/dl、繁殖牛、肥育牛、雄ラットで140mg/dl、雌ラット、乳牛、ヒトで 170~200mg/dlとやや高く、イヌでは265mg/dlともっとも濃度が高かった。PL濃度についてはヒツジ(Leat and Baker,1970)、ヤギ(田中ら,1974)、ウシ(Tanaka et al.,1973)、ラット(Carlson et al.,1968)、ブタ(Baetz and Mengeling, 1971)およびヒト(Aldersberg et al.,1956)での報告があり本試験の結果はこれらの報告と一致している。動物の血清PLは各リポ蛋白画分での脂質組成の点で他の脂質とは異なっていずれの画分でも20~30%を占めている(Havel et al.,1955;Hatch and Lees,1968;Chapman,1980)。このためリポ蛋白の血液中での代謝にPLの関与していることが明らかにされているが(Glomset,1970;Noble et al.,1975)、PLの極性によりリポ蛋白の安定性の形成と維持などの粒子安定作用を有しており(Noble,1978)、PLは各リポ蛋白画分の構成成分としても重要な脂質であると考えられる。

以上のことから、動物種により血清脂質濃度に違いがみられそのうちとくに反芻動物の血清TG濃度は低いと考えられた。供試した動物のうちブタとヒトにはリポ蛋白およびリポ蛋白-TGの分布の上からは類似性がみられ、またラットのリポ蛋白-TGの分布には違いがみられたもののリポ蛋白およびリポ蛋白-TGの HDL画分での分布が多いことでは、反芻動物、ラット、イヌは比較的似ているように思われた。なお本試験ではブタを除いては成動物を供試して比較を行なったが、生理的要因や栄養条件などの影響については十分には考慮されていないので、これらの面からさらに検討する必要があると考えられる。

Table 25. Serum PL concentration
in different animal.

species	PL concentration
	(mg/dl)
sheep	95.2±20.2
goat	103.4±17.9
cattle (dairy)	199.3±48.0
(breeding)	139.1±23.2
(fattening)	146.0±27.1
rat (female)	173.5±23.3
(male)	145.3±16.4
dog	266.9±72.4
pig	91.8±24.7
human (female)	189.7±36.0
(male)	205.3±34.1

Values are mean ± standard deviation.

第 3 節 ヤギとラットの血液脂質および

それに関連する血液成分の比較

前節において、反芻動物の血清TG濃度は単胃動物に比べて低いことが示された。TGは小腸と肝臓からカイロミクロンや超低密度リポ蛋白として血中に搬出され、リポ蛋白リパーゼの作用により血中でTGが分解され脂肪酸は脂肪組織などでとり込まれる。脂肪代謝と関連して反芻動物と単胃動物とでは脂肪酸合成の前駆物質(Hanson and Ballard, 1967)、ホルモンに対する脂肪細胞のホルモン感受性リパーゼの反応性(Bauman, 1976)などに違いのみられることが報告されているが、血清リパーゼ活性と肝臓からの脂質搬出量については比較したものがみられない。そこでヤギとヒツジを用いて、血清リパーゼ活性と肝臓からの脂質搬出量の測定法について検討し、さらにヤギとラットでこれらの脂肪代謝の面から比較検討した。

材料および方法

供試したのは日本在来種雄ヤギ 9頭、雑種ヒツジ雄雌各 1頭および Sprague-Dawley 系雄ラット27頭である。ヤギとヒツジにはトウモロコシと大豆粕とを9:1の割合で配合した濃厚飼料とチモシー主体の乾草を等量ずつ午前 9時と午後 5時に与え、1日あたりの給与量は体重の3%とした。血清リパーゼ活性および肝臓からの脂質搬出量の測定条件の検討のためにヤギとヒツジを反復して供試するばあいには、少なくともそれぞれ 1週間および 5週間の間隔をおき、飼料は前日午後に給与したあとは薬剤投与後の採血が終了するまで水のみ自由飲水とした。またラットとの比較のために供試したヤギでは 5週間の飼育ののち(平均体重 19.5kg)血清リパーゼ活性測定のための採血を行ない、1週間後に肝臓からの脂質搬出量の測定に供した。ラットは 4週齢で搬入後、固型飼料を飽食させて11週齢まで飼育したのち(平均体重 358g) 2つの群に分け、肝臓からの脂質搬出量と血清リパーゼ活性を第3章第2節で検討した方法を用いて測定した。血清リパーゼ活性の測定時にはヘパリン投与前に、ヤギでは頸静脈からラットではエーテルで軽く麻酔して眼下静脈叢からそれぞれ採血し、血清TG

濃度の測定を行なった。脂質搬出量とリパーゼ活性を求めるためのヤギおよびラットの全血漿量はそれぞれTriton WR 1339とヘパリン投与前の体重の4.0% (Schultz and Esdale, 1971) および4.1% (Otway and Robinson, 1967) とした。なおこれらの数値はいずれも全血漿量として報告されているものである。

結果および考察

はじめにヤギとヒツジを用いてポストヘパリン血清と基質との反応時間、ヘパリンおよびTriton WR 1339の投与量と採血時間などについて検討した。ヤギとヒツジ各 1頭にヘパリンを静脈内に投与して(200IU/kg)10および30分後の血清を得、この血清と基質とを一定時間反応させて反応時間と放出される FFA量の関係について調べ、反応停止後の一定量の脂質抽出液中の FFA量を測定したときの吸光度の変化を図20に示した。いずれの血清とも60分まで FFA量は直線的な増加がみられ60分間の反応で新たに放出された FFA量に相当する吸光度の変化は、ヤギおよびヒツジの 10、30分後の血清でそれぞれ 0.236、0.213および0.300、0.381であった。血清リパーゼ活性は基質との一定時間の反応で新たに放出される FFA量から求められるので、測定精度を高める上では反応時間は60分が適当であると考えられた。

ヘパリン投与量と採血時間については 50、100、200、350 および500IU/kgの 5薬量でそれぞれ投与後 1、5、10、20および60分 (ヒツジでは5、10、30 および60分) の血清を得、ポストヘパリン血清の脂肪分解活性(PHLA)を測定した。ヒツジで得られた結果を平均値で図21に示した。200IU/kgまではヘパリン量の増加に伴いPHLAは増加し、350IU/kgでの活性は200IU/kgとほぼ同じであり、500IU/kgでは 200および350IU/kgに比べむしろPHLAは減少した。ヘパリン量によって若干の違いはみられるもののヘパリン投与 5~30分の間でPHLAはピークとなった。同じ薬量のヘパリンをそれぞれ 2~4 頭のヤギに投与してヒツジと同様に検討した結果を平均値と標準誤差で図22に示した。PHLAがもっとも高くなったのは50IU/kgでは 5分後、100および200IU/kgでは10分後、350および500IU/kgでは20分後と投与量が増すにつれて活性がピークとなる時間は遅くなる傾向があり、また350IU/kgまでは投与量の増加に伴いPHLAのピーク値は増加するものの

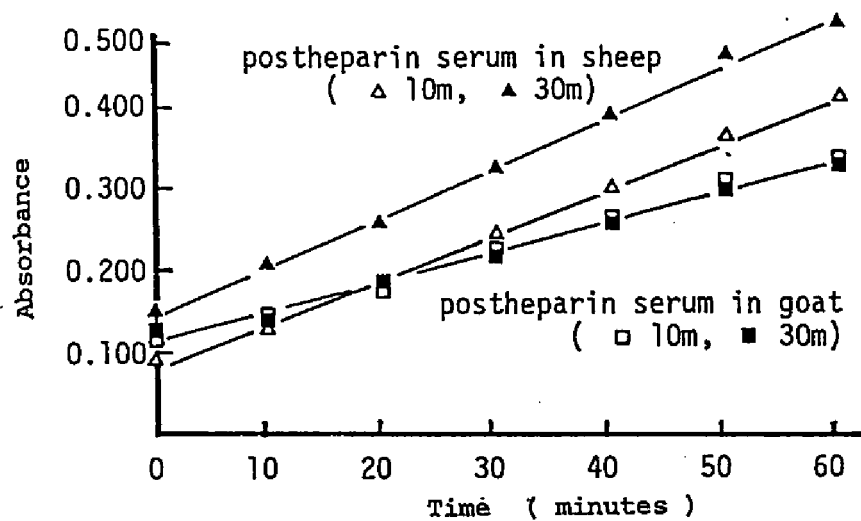


Fig. 20. The relationship of PHLA to incubation time with serum of goat and sheep.

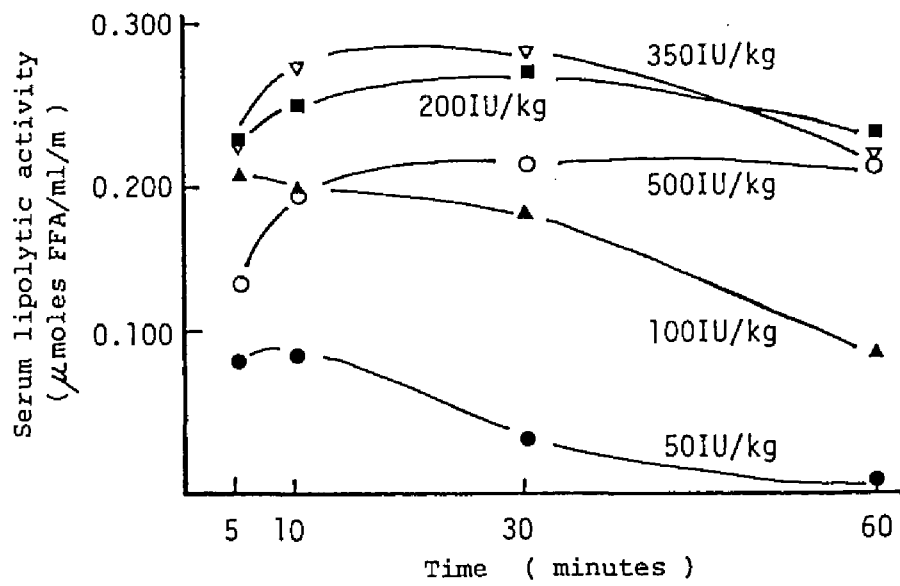


Fig. 21. Time course of changes in postheparin serum lipolytic activities after intravenous administration of various doses of heparin in the sheep.

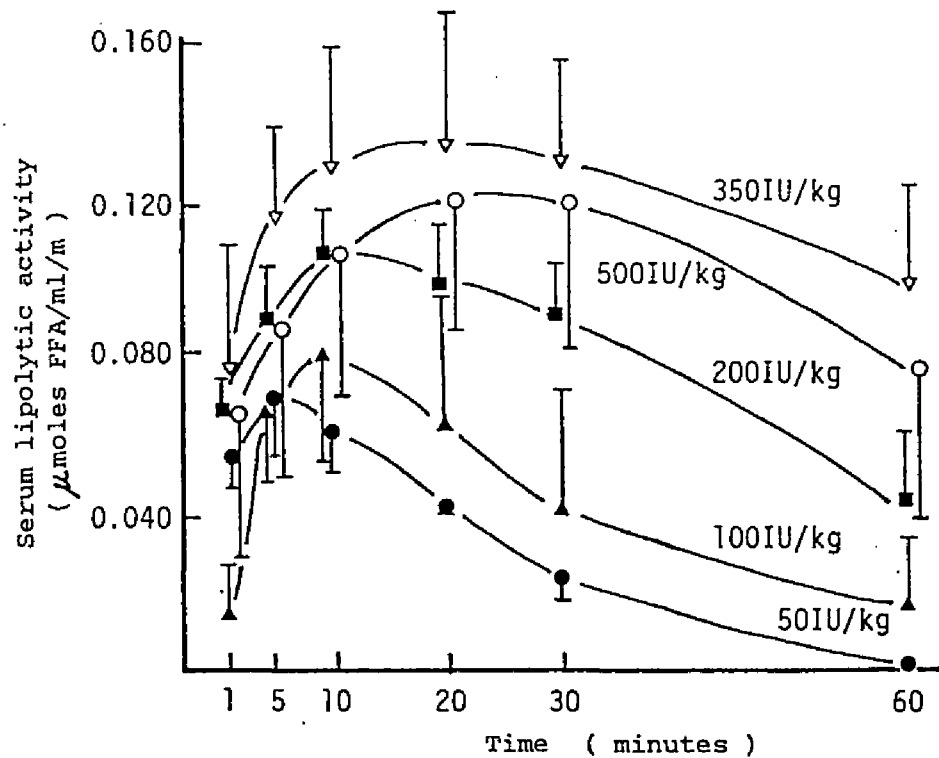


Fig. 22. Time course of changes in postheparin serum lipolytic activities after intravenous administration of various doses of heparin in the goat.

500IU/kgでは350IU/kgに比べてやや減少した。ヘパリンを 350および500IU/kg投与したときの活性は高かったものの個体差がかなり大きく、投与10～30分後の活性値の変動係数(CV)はいずれも40～70%の範囲にあった。これに対して200IU/kg投与したときの 5～30分後の活性値のCVは30%以内であり、PHLAがピークを示した10分後でのCVは18.9%と個体差が比較的小さくこのときの活性値も 350および500IU/kg投与したときの活性のピーク値よりそれぞれ21および12%低いだけであった。ヒツジとヤギでの結果からは、ヘパリンを200IU/kg投与して10分後に得た血清を用いてリパーゼ活性を測定するのが適当であると思われる。

肝臓からの脂質搬出量を測定するためのTritonの投与量、採血時間とTriton投与による高脂血症が消失するまでの日数について検討するため、ヒツジを用いて、Tritonを200および400mg/kg投与したときの投与前、投与1.5、3、6、24、48時間後と 4、5週間後の血清脂質濃度の変化を図23に示した。なお48時間後の採血終了後より飼料を給与し、4、5週間後の採血は午前の飼料給与前に行なった。48時間後までは血清TG、PLおよびTC濃度がいずれも直線的に増加し、血清濃度の増加の様相にTritonの投与量による違いはみられなかった。しかし投与前の濃度に対する48時間後のTG、PLおよびTC濃度はそれぞれ109.7、4.7および3.7倍となり、PL、TCに比べるとTGの増加が著しく多かった。またTriton投与後の血清脂質濃度が投与前の濃度になるのには 5週間程度必要であった。Tritonを 200および400mg/kg投与したときの血漿TG、PLおよびTC濃度は48時間後まで直線的に増加し、薬量による差はみられないことがザーネン種雌ヤギで報告されており(Schultz and Esdale,1971)、本試験の結果はこれと一致した。

以上のことからヒツジとヤギでの血清リパーゼ活性と肝臓からの脂質搬出量の測定法についてまとめたのが図24である。リパーゼ活性は、ヘパリンを200IU/kg静脈内に投与して10分後に採取した血清を基質と60分間反応させて測定し、脂質搬出量は、Triton WR 1339を200mg/kg静脈内に投与して24時間後の血清脂質濃度の増加量から測定することが適当であると考えられる。

上で述べた測定条件により、ヤギの肝臓からの脂質搬出量と血清リパーゼ活性を測定し、ラットと比較した結果をそれぞれ表26、27に示した。表26には脂

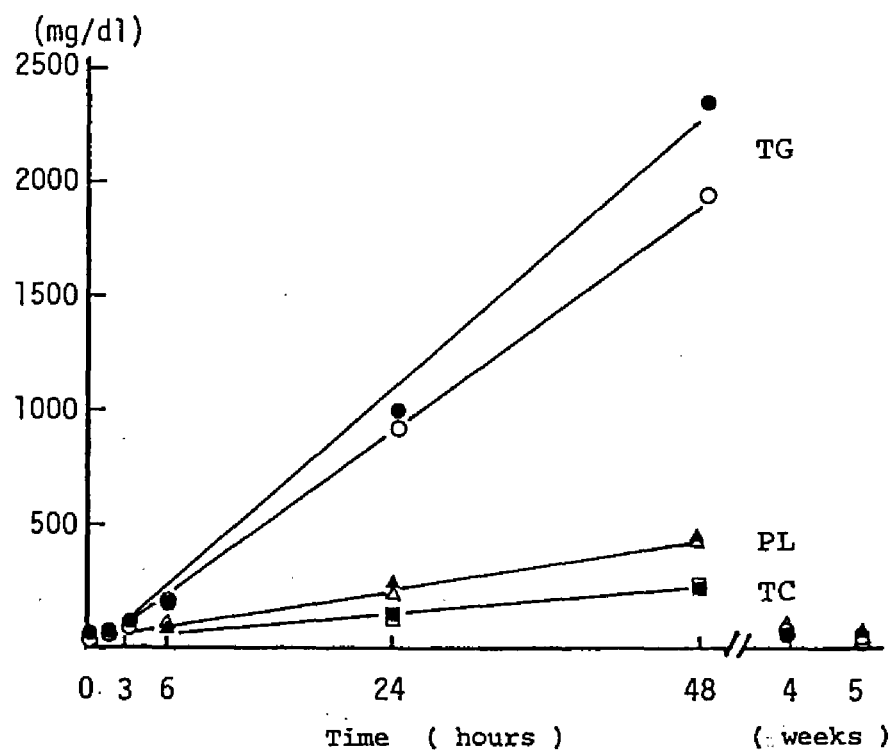


Fig. 23. Time course of changes in serum lipid concentration after intravenous administration of 200 and 400mg/kg Triton WR 1339 in the sheep. Mean values are plotted for 200(●, ▲, ■) and 400(○, △, □)mg/kg Triton administration.

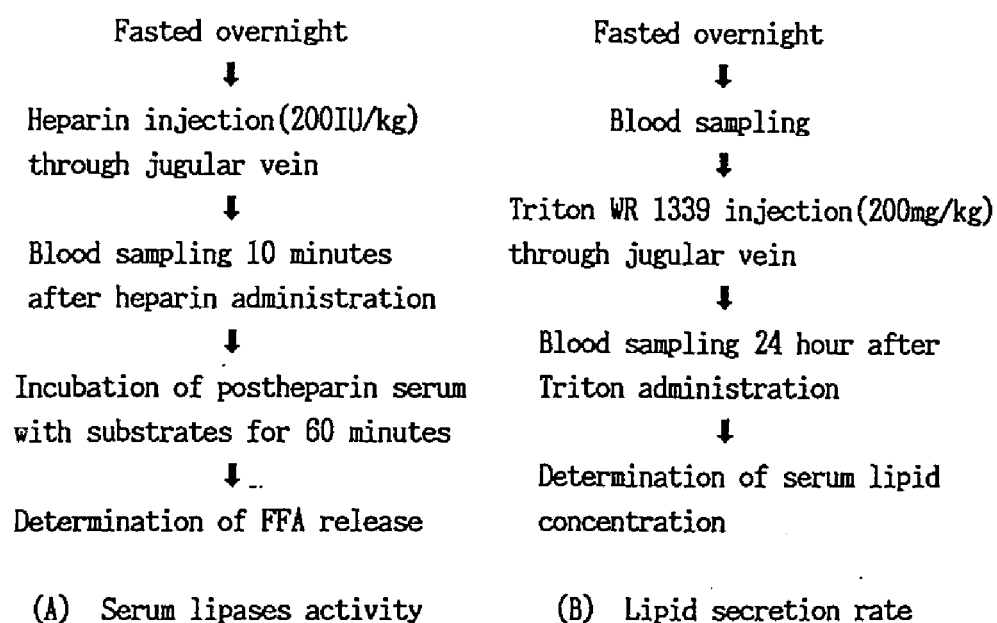


Fig. 24. Procedure for determination of serum lipases activity and hepatic lipid secretion rate in the goat.

Table 26. Comparison of serum TG concentration and hepatic lipid secretion rate between goat and rat.

n	serum TG concentration	hepatic lipid secretion rate		
		TG	PL	TC
	(mg/dl)		(mg/h/100g)	
goat 5	44.1±11.8	1.241±0.147	0.194±0.032	0.125±0.024
rat 13	76.2±16.7	13.094±2.281	2.119±0.301	0.903±0.104
			(mg/m)	
goat		4.310±1.558	0.653±0.197	0.428±0.160
rat		0.782±0.153	0.127±0.025	0.054±0.008

Values are mean ± standard deviation.

Table 27. Comparison of serum TG concentration and lipase activities between goat and rat.

n	serum TG concentration	serum lipase activity			
		PHLA	LPL	H-TGL	LPL/PHLA
	(mg/dl)		(μmoles FFA/ml/m)		(%)
goat 5	42.8±12.0	0.144±0.028	0.076±0.020	0.068±0.013	52.4±7.2
rat 14	86.6±22.5	1.097±0.158	0.809±0.143	0.288±0.027	73.5±3.1

Values are mean ± standard deviation.

質搬出量を体重100g当たりの1時間での搬出量(mg/h/100g)と1頭当たりの1分間での搬出量(mg/m)で表わし、表27にはリパーゼの活性をPHLAとリポ蛋白リパーゼ(LPL)、肝臓由来のTGリパーゼ(H-TGL)について血清1ml当たりの1分間に放出されるFFA量(μ moles FFA/ml/m)で表わした。ラットに比べるとヤギの体重100g当たりの搬出量はかなり少なく、ラットに対するヤギのTG、PLおよびTC搬出量の割合はそれぞれ9、9および14%であった。これに対して1頭当たりの搬出量は、ヤギがラットのそれぞれ5.5、5.1および7.9倍でありヤギの方が多かった。Triton投与により測定された肝臓からのTG搬出量(TGSR)についてはラットとヤギでの報告がある。これらによるとWistar系雄ラットで13mg/h/100g(Otway and Robinson, 1967)、ザーネン種雌ヤギでは0.9~1.3mg/h/100g(Schultz and Esdale, 1971)であることが示され、本試験の結果はこれらの値と一致している。一方1頭当たりのTGSRはラットで0.4~0.6mg/m(Bagdade et al., 1976, 1978)、ヤギでは7.8~12.5mg/m(Schultz and Esdale, 1971)であることが示され、また乳牛では動脈、門脈および肝静脈血漿中のTG濃度と血漿流量から求められたTGSRが259.5mg/mと報告されている(Reid et al., 1979)。このため反芻動物のTGSRは、生体全体では相当大きいものの体重当たりでみるとラットよりかなり少ないように思われる。

ラットに対するヤギのPHLA、LPLおよびH-TGL活性はそれぞれ13、9および24%でありヤギでの活性がいずれも低く、またPHLAに対するLPL活性の割合はヤギの方が20%ほど少なかった。反芻動物とラットの血清リパーゼ活性が直接比較されてはいないが乳牛とラットでglycerol tri[14 C]oleateを含む基質を用いて測定された報告がいくつかみられる。これらによると乳牛でのPHLAは0.35 μ moles FFA/ml/mであることが示され(Etienne et al., 1981)、一方ラットではPHLAが0.32 μ moles FFA/ml/m(Jansen and Hulsmann, 1974; Nakai et al., 1979)あるいは2.5 μ moles FFA/ml/m(Inoue and Murase, 1982)で、PHLAに対するLPL活性の割合はいずれも30~50%と報告されている。本試験のラットでの結果をみると前者に対しては3.4倍、後者に対しては0.4倍でありLPL活性の割合は多かった。ラットでのリパーゼ活性値に違いがみられる理由については明らかではないが、第3章第2節で検討した栄養条件、ヘパリンの投与量、採血時間などのほかに、本試験とこれらの報告とでは血清との反応に用いる基質の

Table 28. Simple correlation coefficients between serum TG concentration and parameter of TG metabolism in goat and rat.

	Lipases activity				TGSR		
	n	PHLA	LPL	H-TGL	n	(mg/h/100g)	(mg/m)
serum TG concentration							
goat	5	-0.017	-0.279	0.393	5	0.723	0.774
rat	14	-0.214	-0.164	-0.384	13	0.501	0.585*

* $P < 0.05$

調製法や反応時間などが異なっており、これらの測定条件も影響しているように思われる。この点でEtienne et al.(1981)とInoue and Murase(1982)はともに同じ方法 (Yamada et al.,1979)を用いていることから、これらによって活性値を比較すると、本試験のヤギとラットでの結果は乳牛とラットでの活性の違いと符合しているように思われる。

脂質搬出量とリパーゼ活性測定時の、Tritonとヘパリン投与前に採血して得られた血清のTG濃度は、表26と表27にみられるようにヤギでの濃度が明らかに低くラットのほぼ 1/2であった。血清TG濃度に差がみられた理由について検討するためにTG濃度とリパーゼ活性、TGSR値との相関について調べた結果を表28に示した。血清リパーゼはいずれの活性もTG濃度との相関は小さかったのに対して、体重当たり、1頭当たりのTGSRはともにヤギとラットで0.50~0.77と比較的高い正の相関が認められた。ヒトの糖尿病、甲状腺機能低下症、尿毒症患者(福井ら,1971)、実験的糖尿病ラット(Nakai et al.,1979)などでは血漿TG濃度が増加し、このときPHLA、H-TGL 活性は低下していることや肥満サンドラット(Robertson et al., 1973)の血漿TG濃度とTGSRはともに増加していることが報告されている。本試験での結果からは、ヤギとラットの血清TG濃度の変動はリパーゼ活性よりもTGSRとの関連が深く、ヤギのTG濃度が低かったのは体重当たりのTGSRがラットに比べて少ないことがひとつの要因になっているように思われる。肝臓では血液中から直接とり込まれたり、*de novo*に合成された脂肪酸がエステル化され、TGは他の脂質やアポ蛋白とともに超低密度リポ蛋白として血中に搬出される。血液濃度に比例して FFAは肝臓にとり込まれることがヒツジ(Katz and Bergman, 1969)とラット(Woodside and Heimberg,1978)で明らかにされ、肝細胞でのオレイン酸からのTG生成量にはヤギとラットで差のないことが報告されている(Kleppe et al.,1988)。一方、反芻動物の肝臓でのグルコース、酢酸からの脂肪酸合成は、ラットに比べると著しく少なく(Hanson and Ballard,1967)、肝臓は反芻動物での炭水化物代謝の特異性と関連してプロピオン酸、アミノ酸などからグルコースを合成する臓器として重要であると考えられている(Ballard et al.,1969;Bergman et al.,1974)。このためヤギのTGSRが少なかったのは、ラットに比べてヤギの肝臓での脂肪酸合成能が低いことを反映しているのではないかと考えられる。

第 4 節 摘 要

反芻動物と単胃動物の脂質代謝を血液成分の面から比較するため、各種動物を供試して血液脂質濃度とリポ蛋白画分の脂質の分布の違いについて検討し、さらにヤギとヒツジを用いて肝臓からの脂質搬出量と血清リパーゼ活性の測定法について調べ、これらの脂肪代謝についてヤギとラットで比較検討した。その結果次のことが明らかになった。

1. ヒツジ、ヤギ、ウシ（乳牛、繁殖牛、肥育牛）、ラット、イヌ、ブタおよびヒトの血清TG、TC、PL濃度には動物種により違いがみられたが、そのうちとくに反芻動物の血清TG濃度は低かった。
2. 乳牛のリポ蛋白とリポ蛋白-TG、TCはいずれも HDL画分での分布がやや多かったものの反芻動物相互の各画分での分布の違いは小さかった。
3. ラットのリポ蛋白-TGはVLDL画分での分布が多く、他の動物では LDL画分での分布が多かった。反芻動物では血清TG濃度が低いために、電気泳動支持体上での酵素液による呈色が薄くデンストメーターによる測定上の問題がみられた。
4. ブタとヒトではリポ蛋白とリポ蛋白-TCは LDL画分での分布が多かったのに対して、反芻動物とラットではイヌと同様にVLDL、LDLよりも HDL画分での分布が多い点で類似していた。
5. ヤギとヒツジの血清リパーゼ活性は、ヘパリンを200IU/kg静脈内に投与して10分後に採取した血清を用いて基質と60分間反応させて測定し、肝臓からの脂質搬出量は、Tritonを200mg/kg静脈内に投与して24時間後の血清脂質濃度の増加量から測定するのが適当であると考えられた。またTriton投与後の血清脂質濃度が投与前の濃度になるのには 5週間程度が必要であった。

6. ヤギの体重100g当たりの肝臓からのTG、PL、TC搬出量(mg/h/100g)はラットの 9~14%と少なく、1頭当たり(mg/m)で見ると 5~8倍と大きかった。ヤギの血清リパーゼは PHLA、LPLおよび H-TGL活性ともラットの 9~24%と低く、PHLAに対するLP活性の割合も20%ほど少なかった。

7. ヤギの血清TG濃度はラットのほぼ 1/2であり、ヤギとラットのTG濃度はいずれもリパーゼ活性との相関はみられず肝臓からのTG搬出量とは正の相関が認められた。ヤギの血清TG濃度が低かったのは体重当たりの肝臓からのTG搬出量の少ないことがひとつの要因となっており、これはラットに比べると反芻動物の肝臓での脂肪酸合成が著しく少ないことを反映しているものと推察された。

第5章 総括と結論

動物の成長、肥育過程においては、体組成のうち水分の割合が減少するとともに脂肪が増加し、骨、筋肉の発育に伴って脂肪組織に脂肪が蓄積される。肉用牛における脂肪の蓄積が枝肉の価値と牛肉の生産効率とに深く関わっていることから、牛肉生産を合理的かつ効率的に行なう上で、脂肪蓄積と体内の生理的変化との関係を知ることは重要である。そこで本研究では脂肪蓄積の過程を体内でおこる生理的変化の面から把握するため、血液成分と脂肪蓄積との関係をラットと肉用牛の成長、肥育に伴う変化および動物種間の差異の面から検討した。

本研究で得られた結果を総括すると、以下のとおりである。

1. 肥育過程における肉用牛の血液脂質成分の変化と脂肪蓄積との関係

採血条件について検討するため、ヒツジを用いて、飼料給与を1日1回にしたばあいと1日2回に等分給与したばあいの、血液成分濃度の飼料給与による経時的変化を調べたところ、TGとFFA濃度の変化は大きく、GL濃度は緩やかに変化し、TL、TC、PL濃度の変化は少ないことが示された。このうちTGとFFA濃度も1日1回給与に比べると2回に等分給与したばあいの変化の程度は小さくなった。飼料を不断給与された肉用牛を用いて、時間を一定にして採血したときの連続3日間での血液成分濃度にはどの成分にも差が認められなかった。このため飼料を不断給与したばあい、たとえ飼料摂取に時間的な変化のパターンがあったとしても、血液成分濃度の変化は軽減されて日変動は少なくなり、時間を決めて採血したサンプルを各肥育期の代表サンプルとみなしてよいと考えられた。

品種および肥育パターンの異なる肥育試験牛を用いて、肥育過程における血液脂質成分の変化について検討した。その結果黒毛和種とホルスタイン種去勢雄牛の肥育試験では、ホルスタイン種よりも黒毛和種の血清FFA濃度は高く、GL濃度は低いことが示された。肥育過程でのFFA濃度の変化はホルスタイン種では小さかったが、黒毛和種では肥育後期に高くなった。TG濃度は黒毛和種で

は、FFAと同様な変化を示したが、ホルスタイン種では肥育に伴って徐々に増加し、肥育終了時でもっとも高かった。血清TL、TC、PL濃度は相互にきわめて類似した変化を示し、月齢がほぼ14ヶ月齢までは増加し、それ以降肥育終了時までの変化は小さかった。またこれらの血清成分濃度相互の間には両品種でともにきわめて高い正の相関がみられた。血清EC、PL、TGおよび FFA画分の脂肪酸組成には各画分間で著しい違いがみられたが、いずれの画分にも肥育過程の体脂肪で明らかにされているような脂肪酸組成の変化は認められなかった。肥育終了時の皮下、大網膜、腸間膜および腎臓周囲脂肪の脂肪酸組成は品種間で差がみられ、ホルスタイン種よりも黒毛和種でオレイン酸が多く、パルミチン酸、ステアリン酸などの飽和脂肪酸は少ないことが示された。またこれら体脂肪での品種間の違いは肥育終了時の両品種の血清 FFA画分の脂肪酸組成によく反映されていた。

肥育前期30週目までと、それ以降での栄養水準を変化させて黒毛和種去勢雄牛を600kgまで肥育した試験では、血清 FFA濃度はいずれの肥育パターンによっても肥育後期に増加したものの、L-L区に比べると H-H、L-H区の濃度が高かった。またGLは前期に H-H区の濃度が他の区よりも高かったが、後期には減少し、H-H、L-H、L-L区の間には差はみられなかった。血清TC濃度は H-H、L-H区で夏季に一時的に減少したものの、肥育過程を通してみると各区とも増加し、H-H、L-H、L-L区のTC濃度がプラトーに達する月齢は、それぞれ14、18、24ヶ月齢と肥育パターンにより違いがみられ、栄養水準の低い区でTC濃度の増加は遅くなる傾向がみられた。血清成分濃度と肥育成績、屠体成績との相関を調べたところ、TC濃度と飼料摂取量との間には高い正の相関が、TG濃度と皮下脂肪の厚さとの間には負の相関が、また FFA、GL濃度と脂肪交雑との間には正の相関が認められた。

2. 成長に伴うラットの血液脂質成分の変化と脂肪蓄積との関係

脂肪蓄積を血液成分の面から把握するため、まず血液の脂肪分解活性と肝臓からの脂質搬出量の測定法について検討した。その結果リパーゼ活性は絶食せずにペントバルビタール麻酔を行ない、ヘパリンを体重100g当たり20IUになる

ように静脈内に投与し、10分後に採取した血清と基質とを15分間反応させて新たに放出されるFFA量を測定し、肝臓からの脂質搬出量は絶食せずにエーテル麻酔を行ない、Triton WR 1339を体重100g当たり40mgになるように静脈内に投与して、1.5時間後の血清脂質濃度の増加量から測定する方法が適当であると考えられた。

固形飼料を飽食させて一定週齢まで飼育したラットを用いて、成長過程における脂肪蓄積の量的ならびに質的な変化を、体組成および蓄積脂肪の脂質と脂肪酸組成の面から検討した。量的変化については、枝肉の水分、蛋白質、脂肪および灰分重量は20週齢までの増加が大きく、それ以降は35週齢にかけて脂肪重量が増加したが、35週齢から53週齢の間では体組成に変化がみられなかった。20週齢までの枝肉増加に占める蛋白質の割合は脂肪よりも多かったが、20週齢から35週齢の間では、枝肉増加に占める脂肪の割合が蛋白質よりもかなり多かった。体組成の変化をwet weight basisでみると蛋白質と灰分の割合の変化は小さく、水分が減少するのに対し、脂肪は増加し、水分と脂肪が相補的な変化を示すことが確かめられた。fat free weight basisでは蛋白質と灰分が5週齢から20週齢の間で増加するのに対し、水分は減少し、それ以降では変化がみられなかったことから、20週齢で体組成はchemical maturityに達しているものと考えられた。蓄積脂肪の重量は35週齢まで増加し、とくに20週齢までの精巢脂肪の増加が大きかった。

一方蓄積脂肪の質的变化についてはTG総量、PL総量、TG/PLは20週齢までに著しく増加し、それ以降での変化は小さいことが示された。精巢脂肪の重量と脂質組成との相関を調べると、20週齢までの重量とTG総量、PL総量およびTG/PLとの間に、また20週齢以降の重量とPL総量との間にいずれも高い正の相関がみられた。さらに、本試験の結果と、成長に伴う脂肪細胞の数と容量の変化に関する報告との比較から、蓄積脂肪の脂質成分の測定によっても、脂肪組織の発育の様相を把握できる可能性が示唆された。蓄積脂肪のTG画分の脂肪酸組成は、内臓脂肪のパルミチン酸と総飽和脂肪酸の割合が精巢脂肪よりも多いことでは違いがみられたが、成長に伴う変化の様相は類似し、飽和脂肪酸が減少するのに対し、不飽和脂肪酸が増加し、とくにパルミチン酸、オレイン酸およびリノール酸の変化が大きかった。脂肪酸組成と蓄積脂肪の重量、TG総量、体

重、体組成などとの相関を調べると、オレイン酸の割合、C18:1/C18と蓄積脂肪のTG総量、枝肉の脂肪重量との間に高い正の相関が認められた。

成長に伴う血液成分の変化を、血液の脂質成分濃度と脂肪分解活性、肝臓からのTG搬出量の面から検討した。その結果5週齢に比べると20週齢以降の血清FFA濃度が増加したのに対して、リポ蛋白-TGの分布は53週齢でHDLの割合が増加したものの、35週齢までの血清TG濃度とリポ蛋白-TGの分布には変化がみられなかった。TC濃度とHDL画分のコレステロールの分布は35週齢で増加し、TC濃度はその後も増加する傾向を示した。体重100g当たりのTGSRには変化はみられなかったが、5週齢に比べると20週齢以降の1頭当たりのTGSRは増加し、リパーゼ活性は血清1ml当たりのPHLAとLPL活性は35週齢までの変化はみられずそれ以降で増加したが、1頭当たりでみると5週齢よりも20週齢以降のLPL活性は高まることが示された。

3. 各種動物の血液脂質およびそれに関連する血液成分の比較

反芻動物（ヒツジ、ヤギ、ウシ）と単胃動物（ラット、イヌ、ブタ、ヒト）の計7種の動物を用いて、血液脂質濃度とリポ蛋白-脂質の分布の違いについて比較した。血清TG、TC、PL濃度は動物種間で差がみられ、そのうちとくに反芻動物のTG濃度は低いことが示された。乳牛の血清リポ蛋白とリポ蛋白-TG、TCの分布は、HDLの割合が他の反芻動物よりもやや多かったが、反芻動物相互の各リポ蛋白画分の分布の違いは小さかった。反芻動物の血清TG濃度が低いためリポ蛋白-TGの分布の測定に問題があったが、ラットのリポ蛋白-TGはVLDLの割合が多いのに対し、他の動物ではLDLが多かった。ブタとヒトのリポ蛋白とリポ蛋白-TGはLDLが多く、反芻動物、ラットおよびイヌではHDLの分布が多いことでそれぞれ類似性がみられた。

ヤギとヒツジを用いて肝臓からの脂質搬出量と血液の脂肪分解活性の測定法について検討し、脂質搬出量はTriton WR 1339を体重1kg当たり200mgになるように静脈内に投与して、24時間後の血清脂質濃度の増加量から測定し、リパーゼ活性はヘパリンを体重1kg当たり200IUになるように静脈内に投与し、10分後に採取した血清と基質とを60分間反応させて測定することが適当であると

考えられた。

肝臓からの脂質搬出量と血液の脂肪分解活性についてヤギとラットを用いて比較検討した。その結果ヤギの1頭当たりの肝臓からのTG、PL、TC搬出量はラットに比べると相当大きかったが、体重100g当たりでみるとかなり少ないことが示された。また血清リパーゼは、ヤギのPHLA、LPLおよびH-TGLの活性がラットよりもかなり低かった。ヤギとラットの血清TG濃度とリパーゼ活性との間の相関は低かったがTGSRとの間には正の相関がみられた。

4. 結論

脂肪蓄積は脂肪組織における脂肪の合成と分解との相互関係に依存し、生体では、これらは血液からの代謝物のとり込みと血液へのその動員を介して行なわれる。本研究では脂肪蓄積の過程を血液脂質とそれに関連する血液成分の変化の面から検討した結果、肉用牛の血清 FFA、GL濃度は品種と肥育パターンによって差がみられ、FFAとTG濃度は肥育過程で増加すること、ラットの血清 FFA濃度と1頭当たりのTGSRおよび血清 LPL活性は成長に伴い高まることが示され、ともに脂肪の蓄積に血液成分の関与していることが考えられた。また単胃動物に比べると反芻動物の血清TG濃度が低いことに関連して、反芻動物の1頭当たりのTGSRは相当大きいと考えられたが、体重当たりでみるかぎりかなり小さく、このことは、反芻動物の肝臓の脂肪酸合成能が低いことを反映しているように思われた。このため、ラットと肉用牛の成長、肥育過程で血清 FFA濃度が増加したことは、脂肪組織からの脂肪酸の動員が高まることで類似性が認められるものの、脂肪蓄積の機構は異なっているように思われる。すなわちラットではすでに明らかにされているように、成長に伴い脂肪組織の脂肪酸合成は減少しても、肝臓での血清からの FFAのとり込みの増加と脂肪酸合成とにより、肝臓からVLDL-TGとして搬出される脂肪酸が増加し、この脂肪酸は LPLを介して脂肪組織にとり込まれたのちTG合成に利用され、この量が血液中に動員される脂肪酸よりも多いために脂肪蓄積は増加すると考えられる。一方肉用牛においては、脂肪酸合成がおもに脂肪組織で行なわれること、またこのために、肝臓からの VLDL-TGの搬出が血液からの FFAのとり込みに依存しているこ

と、さらに飼料など外因性の脂肪酸の供給が、通常とくに増加することはないことなどから考えると、血液脂質の関与よりも脂肪組織の脂肪酸合成が増加すると考えるのが妥当ではないかと思われる。

謝 辞

本論文をまとめるにあたり、本研究に終始暖かい御指導と御教示を賜った恩師、京都大学農学部教授 川島良治博士に心から謝意を表する。また、たえず有意義な御指導と適切な御助言を頂いた山口大学教授 西野武蔵博士、京都大学教授 宮崎昭博士、佐々木義之博士、京都大学助教授 矢野秀雄博士、京都大学助手 石田直彦氏、宮崎大学助教授 原田宏博士、環境科学総合研究所主任研究員 森田哲夫博士、日本農薬株式会社開発本部登録センター主事 野方勝氏に深く感謝の意を表する。本研究における肥育試験牛のサンプリングに際しては、絶大なる御協力と御助言を頂いた京都大学農学部附属牧場助教授 善林明治博士と技官の皆様、京都大学附属農場元技官 斎田二郎氏、京都教育大学教授 田渕春三氏に心から拝謝する。さらに、実験動物における研究に際して御協力を頂いた山口大学教授 牧田登之博士ならびに峰靖彦君はじめ山口大学農学部家畜飼養管理学研究室の専攻生各位に感謝の意を表する。

最後に、本研究を進めるにあたり、長きにわたって物心両面の援助を惜しまなかった父 北川近ならびに母 北川トモエに深厚なる謝意を表する。

引用文献

- Abell, L.L., B.B. Levy, B.B. Brodie and F.E. Kendall (1952) A simplified method for the estimation of total cholesterol in serum and demonstration of its specificity. *J. Biol. Chem.* 195:357-366.
- Aldersberg, D., L.E. Schaefer, A.G. Steinberg, and Chun-I Wang (1956) Age, sex, serum lipids and coronary atherosclerosis. *J. Am. Med. Ass.* 162:619-622.
- Alexander, C. and C.E. Day (1973) Distribution of serum lipoproteins of selected vertebrates. *Comp. Biochem. Physiol.* 46B:295-312.
- Alpers, D.H. and K.J. Isselbacher (1975) Fatty liver: Biochemical and clinical aspects. p815-832 in "Disease of the liver" (4th edition) J.B. Lippincott Company, Philadelphia.
- Anderson, D.B. and R.B. Kauffman (1973) Cellular and enzymatic changes in porcine adipose tissue during growth. *J. Lipid Res.* 14:160-168.
- Angel, A. and J. Farkas (1974) Regulation of cholesterol storage in adipose tissue. *J. Lipid Res.* 15:491-499.
- Annisson, E.F. (1960) Plasma non-esterified fatty acids in sheep. *Aust. J. Agric. Res.* 11:58-64.
- Armstrong, D.T., R. Steel, N. Altzuler, A. Dunn, and A.C. De Bodo (1961) Regulation of plasma free fatty acid turnover. *Am. J. Physiol.* 201:9-15.
- Awad, A.B. (1981) Effect of dietary lipids on composition and glucose utilization by rat adipose tissue. *J. Nutr.* 111:34-39.
- Babineau, L.M. and E. Page (1955) On body fat and body water in rats. *Can. J. Biochem. Physiol.* 33:970-979.
- Baetz, A.L. and W.L. Mengeling (1971) Blood constituent changes in fasted swine. *Am. J. Vet. Res.* 32:1491-1499.
- Bagdade, J.D., E. Yee, J. Albers and O.J. Pykalisto (1976) Glucocorticoids and triglyceride transport: Effects on triglyceride secretion rates, lipoprotein lipase, and plasma lipoproteins in the rat. *Metab. Clin. Exp.* 25:533-542.
- Bagdade, J.D., E. Yee, D.E. Wilson and E. Shafrir (1978) Hyperlipidemia in renal failure: Studies of plasma lipoproteins, hepatic triglyceride production, and tissue lipoprotein lipase in a chronically uremic rat model. *J. Lab. Clin. Med.* 91:176-186.
- Baily, C.B., W.D. Kitts and A.J. Wood (1960) Changes in the gross chemical composition of the mouse during growth in relation to the relation to the assessment of physiological age. *Can. J. Anim. Sci.* 40:143-155.
- Ballard, F.J., R.W. Hanson and D.S. Kronfeld (1969) Gluconeogenesis and lipogenesis in tissue from ruminants and nonruminants animals. *Fed. Proc.* 28:218-231.
- Bartlett, G.R. (1959) Phosphorus assay in column chromatography. *J. Biol. Chem.* 234:466-468.
- Bauman, D.E. (1976) Intermediary metabolism of adipose tissue. *Fed. Proc.* 35:2308-2313.

- Benjamin, W., A. Gellhorn, M. Wagner and H. Kundel (1961) Effect of aging on lipid composition and metabolism in the adipose tissues of the rat. *Am. J. Physiol.* 201:540-546.
- Berg, R.T. and R.M. Butterfield (1968) Growth pattern of muscle, fat and bone. *J. Anim. Sci.* 27:611-619.
- Berg, R.T. and R.M. Butterfield (1976) Growth patterns of muscle, fat and bone. p13-43 in "New concepts of cattle growth" Sydney University Press, Sydney, Australia.
- Bergman, E.N. (1971) Hyperketonemia-ketogenesis and ketone body metabolism. *J. Dairy Sci.* 54:936-948.
- Bergman, E.N., R.P. Brockman and C.F. Kaufman (1974) Glucose metabolism in ruminants: Comparison of whole-body turnover with production by gut, liver and kidneys. *Fed. Proc.* 33:1849-1854.
- Bertrand, H.A., E.J. Masoro and B.P. Yu (1978) Increased adipocyte number as the basis for perirenal depot growth in adult rats. *Science* 201:1234-1234.
- Bertrand, H.A., F.T. Lynd, E.J. Masoro and B.P. Yu (1980a) Changes in adipose mass and cellularity through the adult life of rats fed ad libitum or a life-prolonging restricted diet. *J. Gerontol.* 35:827-835.
- Bertrand, H.A., E.J. Masoro and B.P. Yu (1980b) Maintenance of glucagon-promoted lipolysis in adipocytes by food restriction. *Endocrinology* 107:591-595.
- Bierman, E.L. (1973) Fat metabolism, atherosclerosis and aging in man: A review. *Mech. Ageing Dev.* 2:315-332.
- Blum, J.W., W. Schnyder, P.L. Kunz, A.K. Blom, H. Bickel and A. Schürch (1985) Reduced and compensatory growth: Endocrine and metabolic changes during food restriction and refeeding in steers. *J. Nutr.* 115:417-424.
- Bohman, M.A. Wade and C.R. Torell (1962) Effect of dietary fat and graded levels of alfalfa on growth and tissue lipids of the bovine. *J. Anim. Sci.* 21:241-247.
- Borensztajn, J. (1979) Lipoprotein lipase. p231-245 in "The biochemistry of atherosclerosis." (Scanu, A.M. eds) Marcel-Dekker Inc., New York.
- Bowden, D.M. and R. Hironaka (1975) Changes in levels of blood constituents during fattening of Hereford and Angus cows. *Can. J. Anim. Sci.* 55:403-408.
- Bragdon, J.H. and R.S. Gordon (1958) Tissue distribution of C¹⁴ after the intravenous injection of labeled chylomicrons and unesterified fatty acids in the rat. *J. Clin. Invest.* 37:574-578.
- Brungardt, V.H., R.W. Bray and W.G. Hoekstra (1963) Characterization and interrelationships of certain plasma lipids during the fattening period in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 22:326-329
- Brungardt, V.H. and R.W. Bray (1966) Effect of plasma lipids upon beef carcass composition. *J. Anim. Sci.* 25:831-835.
- Byers, F.M. and G.T. Schelling (1988) Lipids in ruminant nutrition. p298-312 in "The ruminant animal digestive physiology and nutrition" (Church, D.C. ed.) A Reston Book, Prentice Hall, U.S.A.

- Callow, E.H. (1961) Comparative studies of meat. VII. A comparison between Hereford, dairy Shorthorn and Friesian steers on four levels of nutrition. *J. Agric. Sci.* 56:265-282.
- Carlson, L.A., S.O. Froberg and E.R. Nye (1968) Effect of age on blood and tissue lipid levels in the male rat. *Gerontologia* 14:65-79.
- Castelli, W.P., J.T. Doyle, T. Gordon, C.G. Hames, M.C. Hjortland, S.B. Hully, A. Kagan and W.J. Zukel (1977) HDL cholesterol and other lipids in coronary heart disease. The cooperative lipoprotein phenotyping study. *Circulation* 55:767-772.
- Chakrabarty, K. and J.R. Romans (1972) Lipogenesis in the adipose cells of the bovine (*Bos Taurus*) as related to their intramuscular fat content. *Comp. Biochem. Physiol.* 41B:603-615.
- Chapman, M.J. (1980) Animal lipoproteins: Chemistry, structure and comparative aspects. *J. Lipid Res.* 21:789-853.
- Cherkes, A. and R.S. Gordon, Jr. (1959) The liberation of lipoprotein lipase by heparin from adipose tissue incubated in vitro. *J. Lipid Res.* 1:97-101.
- 千国 幸一・小沢 忍・三橋 忠由・三津本 充・小石川 常吉・加藤貞雄・小堤 恭平 (1989)
ノルアドレナリン注入が肥育牛の血中遊離脂肪酸組成にあたる影響。
日畜会報 60:29-34.
- Chlouverakis, C. (1965) Lipoprotein lipase activity (LLA) in adipose, muscle and aortic tissue from rats of different age and in human subcutaneous adipose tissue. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 119:775-778.
- Cianzio, D.S., D.G. Topel, G.B. Whitehurst, D.C. Beitz and H.L. Self (1985) Adipose tissue growth and cellularity: Change in bovine adipocyte size and number. *J. Anim. Sci.* 60:970-976.
- Cryer, A. and H.M. Jones (1978) Changes in the lipoprotein lipase (clearing-factor lipase) activity on white adipose tissue during development of the rat. *Biochem. J.* 172:319-325.
- Cryer, A. and H.M. Jones (1980) The development of white adipose tissue. Effect of litter size on the lipoprotein lipase activity of four adipose tissue depots, serum immunoreactive insulin and tissue cellularity during the first year of life in male and female rats. *Biochem. J.* 186:805-815.
- Cryer, A. (1982)
The growth and metabolism of developing white adipose tissue.
p731-757 in "The biochemical development of the fetus and neonate"
(Jones, C.T. ed.) Elsevier Biomedical Press, Amsterdam.
- Cunningham, V.J. and D.S. Robinson (1969) Clearing-factor lipase in adipose tissue. *Biochem. J.* 112:203-209.
- Davis, C.L. and R.E. Brown (1970) Low-fat milk syndrome.
p545-565 in "Physiology of digestion metabolism in the ruminants."
(Phillipson, A.T. ed.) Oriel Press, Newcastle-upon-Tyne.
- Dawson, R.M.C. and P. Kemp (1970) Biohydrogenation of dietary fats in the ruminants. p504-518 in "Physiology of digestion and metabolism in the ruminant." (Phillipson, A.T. ed.) Oriel Press, Newcastle-upon-Tyne, U.K.
- Delorme, C.L.W. and K.L. Harris (1975) Effects of diet on lipoprotein lipase activity in the rat. *J. Nutr.* 105:447-451.

- DiGirolamo, M. and D. Rudman (1968) Variations in glucose metabolism and sensitivity to insulin of the rat's adipose tissue, in relation to age and body weight. *Endocrinology* 82:1133-1141.
- DiGirolamo, M. and S. Mendinger (1971) Role of fat cell size and number in enlargement of epididymal fat pads in three species. *Am. J. Physiol.* 221:859-864.
- DiGirolamo, M., M. D. Howe, J. Esposito, L. Thurman and J. L. Owens (1974) Metabolic patterns and insulin responsiveness of enlarging fat cells. *J. Lipid Res.* 15:332-338.
- DiGirolamo, M. and J. L. Owens (1976) Glucose metabolism in isolated fat cells: Enhanced response of larger adipocytes from older rats to epinephrine and adrenocorticotropin. *Horm. Metab. Res.* 8:445-451.
- DiMarco, N. M., D. C. Beitz and G. B. Whitehurst (1981) Effect of fasting on free fatty acid, glycerol and cholesterol concentrations in blood plasma and lipoprotein lipase activity in adipose tissue of cattle. *J. Anim. Sci.* 52:75-82.
- Dinius, D. A., L. F. Edmondson, W. Kimoto and R. R. Oltjen (1975) Growth, blood parameters and tissue lipids of finishing cattle fed a formaldehyde treated casein-safflower oil complex. *J. Anim. Sci.* 40:358-365.
- Dole, V. P. and J. T. Hamlin (1962) Particulate fat in lymph and blood. *Physiol. Rev.* 42:674-701.
- Dryden, F. D., J. A. Marchello, W. C. Figroid, and W. H. Hale (1973) Composition changes in bovine subcutaneous lipid as influenced by dietary fat. *J. Anim. Sci.* 36:19-24.
- Dupont, J., M. Mathias and N. B. Cabacungan (1972) Dietary lipid, fatty acid synthesis and cholesterol metabolism in aging rats. *Lipids* 7:576-589.
- Dupont, J., M. M. Mathias, A. A. Spindler and P. Janson (1980) Dietary fat saturation and cholesterol turnover in aging rats. *Age* 3:19-23.
- Eisenberg, S. and R. I. Levy (1975) Lipoprotein metabolism. *Adv. Lipid Res.* 1-89.
- Ellenberger, M. A., D. E. Johnson, G. E. Carstens, K. L. Hossner, M. D. Holland, T. M. Nett and C. F. Neckels (1989) Endocrine and metabolic changes during altered growth rates in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 67:1446-1454.
- Elovson, J. (1965) Conversion of palmitic and stearic acid in the intact rat. *Biochim. Biophys. Acta* 106:291-303.
- Emery, R. S. (1980) Mobilization, turnover and disposition of adipose tissue lipids. p541-558 in "Digestive physiology and metabolism in ruminants." (eds. Ruckebusch, Y. and P. Thivend) MTP Press, Lancaster, England.
- Etherton, T. D. and C. E. Allen (1980) Effects of age and adipocyte size on glucose and palmitate metabolism and oxidation in pigs. *J. Anim. Sci.* 50:1073-1084.
- Etienne, J., L. Noe, M. Rossignol, A. M. Dosne and J. Debray (1981) Post-heparin lipolytic activity with no hepatic triacylglycerol lipase involved in a mammalian species.

Biochim.Biophys.Acta 663:516-513.

- Farkas, J., A. Angel and M. I. Avigan (1973)
Studies on the compartmentation of lipid in adipose cells.
II. Cholesterol accumulation and distribution in adipose tissue components. J.Lipid Res 14:344-356.
- Faust, I. M., P. R. Johnson and J. Hirsch (1977)
A adipose tissue regeneration following lipectomy.
Science 197:391-393.
- Faust, I. M., P. R. Johnson, J. S. Stern and J. Hirsch (1978) Diet-induced adipocyte number increase in adult rats: A new model of obesity.
Am.J.Physiol.235:E279-E286.
- Faust, I. M., P. R. Johnson and J. Hirsch (1979)
Adipose tissue regeneration in adult rats.
Proc.Soc.Exp.Biol.Med.161:111-114.
- Felinski, L., G. A. Garton, A. K. Lough and A. T. Phillipson (1964)
Lipids of sheep lymph transport from the intestine.
Biochem.J.90:154-160.
- Folch, J., M. Lees, and G. H. Stanley (1957) A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues.
J.Biol.Chem.226:497-509.
- Francendese, A. A. and M. DiGirolamo (1981)
Alternative substrates for triacylglycerol synthesis in isolated adipocytes of different size from the rat. Biochem.J.194:377-384.
- Friedman, M. and S. O. Byers (1953)
The mechanism responsible for the hypercholesteremia induced by triton WR-1339. J.Exp.Med.97:117-130.
- 福井 巖・久城 英人・曾根 淳・正木 清孝・高畑 護二 (1971)
2) トリグリセライド代謝面より. 日本老年医学会雑誌 8:250-256.
- 福井 巖・久城 英人 (1972)
リボプロテインリパーゼ. 臨床化学 1:115-129.
- 福井 巖・久城 英人 (1973) トリグリセライド.
「臨床化学Ⅱ 医化学実験法講座3B」(山村雄一監修) p205-222.
中山書店, 東京.
- Garton, G. A. (1965) The digestion and assimilation of lipids.
p390-398 in "Physiology of digestion in the ruminant."
(Dougherty, R. W. ed.) Butterworths Sci. Pub., Washington, D. C.
- Gellhorn, A., W. Benjamin and M. Wagner (1962)
The *in vitro* incorporation of acetate-1-C ¹⁴ into individual fatty acids of adipose tissue from young and old rats.
J.Lipid Res.3:314-319.
- Gillis, A. T., A. M. Eskin and R. L. Cliplef (1973)
Fatty acid composition of bovine intramuscular and subcutaneous fat as related to breed and sex. J.Food Sci.38:408-411.
- Giudicelli, Y. and R. Pecquery (1978)
 β -adrenergic receptors and catecholamine-sensitive adenyl cyclase in rat fat-cell membranes: Influence of growth, cell size and aging. Eur.J.Biochem.90:413-419.
- Glomset, J. A. (1970) Physiological role of Lecithin-cholesterol acyltransferase. Am.J.Clin.Nutr.23:1129-1136.

- Greenwood, M.R.C. and J.Hirsch (1974)
Postnatal development of adipocyte cellularity in the normal rat.
J.Lipid Res.15:474-483.
- Griel, L.C.Jr. and R.D.McCarthy (1969)
Blood serum lipoproteins: A review. J.Dairy Sci.52:1233-1243.
- Guenther, J.J., D.H.Bushman, L.S.Pope and R.D.Morrison (1965)
Growth and development of the major carcass tissues in beef calves
from weaning to slaughter weight, with reference to the effect of
plane of nutrition. J.Anim.Sci.24:1184-1191.
- Guggenheim, K. and E.J.Diamant (1959) Body composition of rats in
B-vitamin deficiencies. Br.J.Nutr.13:61-69.
- Hanson, R.W. and F.J.Ballard (1967)
The relative significance of acetate and glucose as precursors for
lipid synthesis in liver and adipose tissue from ruminants.
Biochem.J.105:529-536.
- Harrison, F.A. and W.M.F.Leat (1975)
Digestion and absorption of lipids in non-ruminant and ruminant
animals: A comparison. Proc.Nutr.Soc.34:203-210.
- Hartman, A.D., A.I.Cohen, C.J.Richane and T.Hsu (1971)
Lipolytic response and adenyl cyclase activity of rat adipocytes
as related to cell size. J.Lipid Res.12:498-505.
- Hartman, A.D. (1977)
Lipoprotein lipase distribution in rat adipose tissues: Effect on
chylomicron uptake. Am.J.Physiol.232:E316-E323.
- Hartman, A.D. and D.M.Christ (1978)
Effect of cell size, age and anatomical location on the lipolytic
response of adipocytes. Life Sci.22:1087-1096.
- Hatai, S. (1917)
Changes in the composition of the entire body of the albino rat
during the life span. Am.J.Anat.21:23-37.
- Hatch, F.T. and R.S.Lees (1968)
Practical methods for plasma lipoprotein analysis.
Adv.Lipid Res.6:1-68.
- Haugebak, C.D., H.B.Hedrick and J.M.Asplund (1974a)
Adipose tissue accumulation and cellularity in growing and
fattening lambs. J.Anim.Sci.39:1016-1025.
- Haugebak, C.D., H.B.Hedrick and J.M.Asplund (1974b)
Relationship between extramuscular adipose tissue lipoprotein
lipase activity and intramuscular lipid deposition in fattening
lambs. J.Anim. Sci.39:1026-1031.
- Havel, R.J., H.A.Eder and J.H.Bragdan (1955)
The distribution and chemical composition of ultracentrifugally
separated lipoproteins in human serum. J.Clin.Invest.34:1345-1353.
- Havel, R.J. and D.S.Fredrickson (1956) The metabolism of chylomicra.
I. The removal of palmitic acid-1-C¹⁴ labeled chylomicra from
dog plasma. J.Clin.Invest.35:1025-1032.
- Havel, R.J. (1984) The formation of LDL: Mechanisms and regulation.
J.Lipid Res.25:1570-1576.

- 林 長蔵 (1973)
精度管理. 「臨床化学 I 医化学実験法講座 3 A」 (山村雄一監修)
p35-39. 中山書店, 東京.
- Hayman, R. and I. Gardner (1972)
Body composition of Sahiwal cattle. Aust. Vet. J. 48:642.
- Hecker, A. L., D. A. Cramer and D. F. Hougham (1975)
Compositional and metabolic growth effects in the bovine. Muscle, subcutaneous and serum total fatty acids. J. Food Sci. 40:144-149.
- Henrickson, R. L., L. S. Pope and R. F. Hendrickson (1965)
Effect of rate of gain of fattening beef calves on carcass composition. J. Anim. Sci. 24:507-513.
- 左 久・佐藤 行泰・遠藤 信子・日高 智・岡田 光男 (1989)
乳用種去勢牛の血漿脂質成分濃度の肥育期間中の推移.
日畜会報 60:158-165.
- Hietanen, E. and M. R. C. Greenwood (1977)
A comparison of lipoprotein lipase activity and adipocyte differentiation in growing male rats. J. Lipid Res. 18:480-490.
- 平塚 博之・横井 直美・高橋 清志・其田 三夫・黒沢 隆・中出 哲也
(1984) 乳牛の分娩前後および各乳期における血清リポ蛋白の変化.
畜産の研究 38:612-616.
- Hirsch, J. and E. Gallian (1968)
Methods for the determination of adipose cell size in man and animals. J. Lipid Res. 9:110-119.
- Hirsch, J. and P. W. Han (1969)
Cellularity of rat adipose tissue: Effects of growth, starvation, and obesity. J. Lipid Res. 10:77-82.
- Hollenberg, C. H. (1966)
The origin and glyceride distribution of fatty acids in rat adipose tissue. J. Clin. Invest. 45:205-216.
- Holm, G., B. Jacobson, P. Bjorntorp and U. Smith (1975)
Effects of age and cell size on rat adipose tissue metabolism. J. Lipid Res. 16:461-464.
- Hood, R. L., E. H. Thompson, and C. E. Allen (1972)
The role of acetate, propionate, and glucose as substrate for lipogenesis in bovine tissues. Int. J. Biochem. 3:598-606.
- Hood, R. L. and C. E. Allen (1973)
Cellularity of bovine adipose tissue. J. Lipid Res. 14:605-610.
- Hood, R. L. and C. E. Allen (1975)
Bovine lipogenesis: Effect of an anatomical location, breed and adipose cell size. Int. J. Biochem. 6:121-131.
- Hood, R. L. and C. E. Allen (1977)
Cellularity of porcine adipose tissue: Effects of growth and adiposity. J. Lipid Res. 18:275-284.
- Hood, R. L. and C. E. Allen (1978)
Lipogenesis in isolated intramuscular adipose tissue from four bovine muscles. J. Anim. Sci. 46:1626-1633.
- Hood, R. L. and R. F. Thornton (1979) The cellularity of ovine adipose tissue. Aust. J. Agric. Res. 30:153-161.

- Hood, R.L. and R.F. Thornton (1980)
The effect of compensatory growth on lipogenesis in ovine carcass adipose tissue. *Aust. J. Agric. Res.* 31:155-161.
- Hood, R.L. (1982) Relationships among growth, adipose cell size and lipid metabolism in ruminant adipose tissue.
Fed. Proc. 41:2555-2561.
- 堀井 聰・倉田 陽平・林 弥太郎 (1971)
栄養実験のための理化学的分析方法.
「動物栄養試験法」(森本宏監修) p280-298. 養賢堂, 東京.
- Hruza, Z. and M. Wachtlová (1969) Decrease of cholesterol turnover in old rats. *Exp. Gerontol.* 4:245-250.
- Hruza, Z. (1971) Increase of cholesterol turnover old rats connected by parabiosis with young rats. *Exp. Gerontol.* 6:103-107.
- Hruza, Z. and V. Zbuzková (1973) Decrease of excretion of cholesterol during aging. *Exp. Gerontol.* 8:29-37.
- Imai, Y. (1961)
Studies on the lipogenesis in animal tissue under pathological conditions. I. The formation of unsaturated fatty acid in diabetic and fasted rats. *J. Biochem.* 49:642-648.
- Imai, Y. and O. Matsushashi (1967) Formation of monounsaturated fatty acids in fatty liver. *J. Biochem.* 61:712-718.
- 今井 陽・坂上 利夫 (1973) 脂肪酸の分析. 「脂質の生化学」
p84-92. 朝倉書店, 東京.
- Ingle, D.L., D.E. Bauman and U.S. Garrigus (1972)
Lipogenesis in the ruminant: *In vitro* study of tissue sites, carbon source and reducing equivalent generation for fatty acid synthesis
J. Nutr. 102:609-616.
- Inoue, S. and T. Murase (1982)
Increase of postheparin plasma-lipoprotein-lipase activity in ventromedial-hypothalamic obesity in rats. *Int. J. Obes.* 6:259-266.
- 石田 光彦・武田 武雄・斉藤 孝夫・鹿野 裕志・松本 忠・高橋 功
(1988) 肥育期間中における黒毛和種去勢牛の皮下脂肪脂肪酸組成の変動
日畜会報 59:496-501.
- Ito, Y. and M. Sasaki (1972)
Quantitative electrophoresis of serum lipoproteins and their values in normal and patients. *Jap. J. Clin. Chem.* 1:205-214.
- Jackson, H.D., A.L. Black and F. Moller (1968)
Turnover of plasma palmitate in fed and fasted lactating cows.
J. Dairy Sci. 51:1625-1632.
- Jamdar, S.C., L.J. Osborne and J.A. Zeigler (1981)
Glycerolipid biosynthesis in rat adipose tissue. Influence of adipocyte size. *Biochem. J.* 194:293-298.
- Jamdar, S.C., L.J. Osborne and G.N. Wells (1984)
Glycerolipid biosynthesis in rat adipose tissue. 12. Properties of Mg^{2+} -dependent and -independent phosphatidate phosphohydrolase.
Arch. Biochem. Biophys. 233:370-377.
- Jamdar, S.C., L.J. Osborne and G.N. Wells (1986)
Glycerolipid biosynthesis in rat adipose tissue. Influence of age and cell size on substrate utilization. *Lipids* 21:460-464.

- Jansen, H. and W.C. Hulsmann (1974)
Liver and extrahepatic contributions to postheparin serum lipase activity of rat. *Biochem. Biophys. Acta* 369:387-396.
- Jenny, B.F. and C.E. Polan (1975) Postprandial blood glucose and insulin in cow fed high grain. *J. Dairy Sci.* 58:512-514.
- Johnson, P.R., L.M. Zucker, J.A.F. Cruce and J. Hirsch (1971)
Cellularity of adipose depots in the genetically obese Zucker rats. *J. Lipid Res.* 12:706-714.
- Johnson, P.R., J.S. Stern, M.R.C. Greenwood, L.M. Zucker and J. Hirsch (1973)
Effect of early nutrition on adipose cellularity and insulin release in the Zucker rat. *J. Nutr.* 103:738-743.
- 加納 康彦・沢崎 徹・沢崎 坦・広瀬 和 (1976)
脂質代謝からみた山岳育成牛の肥育効率.
日畜会報 47:397-401.
- Katz, M.L. and E.N. Bergman (1969)
Hepatic and portal metabolism of glucose, free fatty acids and ketone bodies in the sheep. *Am. J. Physiol.* 216:953-960.
- 川出 真坂 (1966) 総脂質. 「臨床分析化学Ⅲ 第1版」
(丹羽正治・北村元仕・斉藤正行編) p25-39. 東京化学同人, 東京.
- Keeney, M. (1970)
Lipids metabolism in the rumen. p489-503 in "Physiology of digestion and metabolism in the ruminant." (Phillipson, A.T. ed.) Oriel Press, Newcastle-upon-Tyne.
- Kellog, T.F. (1974)
Steroid balance and tissue cholesterol accumulation in germfree and conventional rats fed diets containing saturated and polyunsaturated fat. *J. Lipid Res.* 15:574-579.
- Kleppe, B.B., R.J. Aiello, R.R. Grummer and L.E. Armentano (1988)
Triglyceride accumulation and very low density lipoprotein secretion by rat goat hepatocytes in vitro.
J. Dairy Sci. 71:1813-1822.
- Knittle, J.L., and J. Hirsch (1968)
Effect of early nutrition on the development of rat epididymal fat pads: Cellularity and metabolism. *J. Clin. Invest.* 47:2091-2098.
- Kovanen, P.T., E.A. Nikkila and T.A. Miettinen (1975)
Regulation of cholesterol synthesis and storage fat cells. *J. Lipid Res.* 16:211-223.
- Krause, B.R. and A.D. Hartman (1976)
Relationship between cell size, plasma cholesterol and rat adipocyte cholesterol storage. *Biochim. Biophys. Acta* 450:197-205.
- Kris-Etherton, P.M. and T.D. Etherton (1982)
The role of lipoprotein in lipid metabolism of meat animals. *J. Anim. Sci.* 55:804-817.
- Kritchevsky, D. and S.A. Tepper (1964)
Serum cholesterol levels of inbred rats. *Am. J. Physiol.* 207:631-633.
- Kritchevsky, D. (1979)
Diet, lipid metabolism and aging. *Fed. Proc.* 38:2001-2006.

- 久城 英人・高野 圭似・曾山 浩吉・福井 巖 (1970)
血清NEFA比色定量法に関する検討. 第7報 -Itaya-Ui改良法について-
臨床病理 18:833-837.
- Leat, W.M.F. and J. Baker (1970) Distribution of fatty acids in the plasma lipids of herbivores grazing pastures: A species comparison. *Comp. Biochem. Physiol.* 36:153-161.
- Leat, W.M.F. (1975) Fatty acid composition of adipose tissue of Jersey cattle during growth and development. *J. Agric. Sci.* 85:551-558.
- Leat, W.M.F. (1977) Depot fatty acids of Aberdeen Angus and Friesian cattle reared on hay and barley diets. *J. Agric. Sci.* 89:575-582.
- Lees, R.S. and F.T. Hatch (1963) Sharper separation of lipoprotein species by paper electrophoresis in albumin-containing buffer. *J. Lab. Clin. Med.* 61:518-528.
- Leveille, G.A. (1967) *In vivo* fatty acid synthesis in adipose tissue and liver of meal-fed rats. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 125:85-88.
- Liepa, G.U., E.J. Masaro, H.A. Bertrand and B.P. Yu (1980) Food restriction as a modulator of age-related changes in serum lipids. *Am. J. Physiol.* 238:E253-E257.
- Light, A.E., P.K. Smith, A.H. Smith and W.E. Anderson (1934) Inorganic salts in nutrition. XI. Changes in composition of the whole animal induced by a diet poor in salts. *J. Biol. Chem.* 107:689-695.
- Linder, C., S.S. Chernick, T.R. Fleck and R.O. Scow (1976) Lipoprotein lipase and uptake of chylomicron triglyceride by skeletal muscle of rats. *Am. J. Physiol.* 231:860-864.
- Luddy, F.E., R.A. Barford and R.W. Riemenschneider (1960) Direct conversion of lipid components to their fatty acid methyl esters. *J. Am. Oil-Chem. Soc.* 37:447-451.
- Malhotra, S. and D. Kritchvsky (1978) The distribution and lipid composition of ultracentrifugally separated lipoproteins of young and old rat plasma. *Mech. Ageing Dev.* 8:445-452.
- Manganiello, V. and M. Vaughan (1972) Selective loss of adipose cell responsiveness to glucagon with growth in the rat. *J. Lipid Res.* 13:12-16.
- Marchello, J.A., F.D. Dryden and W.H. Hale (1971) Bovine serum lipids I. The influence of added animal fat to the ration. *J. Anim. Sci.* 32:1008-1015.
- Marchello, J.A., F.D. Dryden and W.H. Hale (1972) Bovine serum lipids IV. The influence of added saturated and unsaturated fat to the ration. *J. Anim. Sci.* 35:611-618.
- Martin, R.J. and L.L. Wilson (1974) Comparison of tissue enzyme levels and carcass characteristics in Hereford and Holstein steers. *J. Anim. Sci.* 39:865-870.
- 松井 寿夫・和田 攻・真鍋 重夫・小野 哲・小松 伸一 (1982)
ヨウ化メチル投与ウサギの高脂血症および脂肪肝の機序としてのトリグリセリド産生・分泌亢進について. 産業医学 24:85-89.
- May, J.M. (1982) Rat adipocyte utilization of different substrates: Effects of cell size and the control of lipogenesis. *Lipids* 17:626-633.

- Mayes, P.A. and J.M. Felts (1967) Regulation of fat metabolism in the liver. *Nature* 215:716-718.
- Mayes, P.A. (1970) Studies on the major pathways of hepatic lipid metabolism using the perfused liver. pl86-195 in "Adipose tissue regulation and metabolic functions" (eds. Jeanrenaud, B. and D. Hepp,) Academic Press, New York.
- McAtee, J.W. and A. Trenkle (1971) Metabolic regulation of plasma insulin levels in cattle. *J. Anim. Sci.* 33:438-442.
- McCullagh, K.G. (1978) Plasma lipoproteins in animal health and disease. *Vet. Annu.* 18:41-50.
- Mersmann, H.J. (1986) Comparison of plasma free-fatty-acid and blood glycerol concentrations with measurement of lipolysis in porcine adipose tissue in vitro. *J. Anim. Sci.* 63:757-769.
- Miller, H.W. and O. Sanchez (1970) Lipid and lipid fraction of blood and muscle as related to beef carcass characteristics. *J. Anim. Sci.* 30:880-883.
- Miller, E.A. and D.O. Allen (1973) Hormone-stimulated lipolysis in isolated fat cells from "young" and "old" rats. *J. Lipid Res.* 14:331-336.
- Miller, G.J. and N.E. Miller (1975) Plasma HDL concentration and development of ischaemic heart disease. *Lancet* 1:16-19.
- Mills, G.L. and C.E. Taylaur (1971) The distribution and composition of serum lipoproteins in eighteen animals. *Comp. Biochem. Physiol.* 40B:489-501.
- Mills, S.E., R.P. Lemenager and L.A. Horstmann (1989) Adipose tissue lipogenesis in growing steers adapted to different levels of feed intake. *J. Anim. Sci.* 67:3011-3017.
- 三橋 忠由・三津本 充・山下 良弘・小沢 忍 (1988)
黒毛和種去勢牛の發育にともなう蓄積脂肪の融点と脂肪酸組成の変化.
中国農研報 2:43-51.
- 望戸 正則・岩本 正満・清水 雅雄・原 行雄・柴内 大典 (1981)
家畜の血清脂質に関する臨床学的研究 I 各種家畜の正常値に就て.
獣医畜産新報 714:7-11.
- 森田 二郎・土屋 平四郎・南 高夫・服部 直彦 (1984)
黒毛和種去勢牛の肥育過程に伴う血清脂質量の変化ならびに屠体成績との関係.
鳥大農研報 36:19-27.
- Moulton, C.R. (1923) Age and chemical development in mammals. *J. Biol. Chem.* 57:79-97.
- Murray, J.A. (1922) The chemical composition of animal bodies. *J. Agric. Sci.* 12:103-110.
- Nash, C.B. (1942) Heterauxesis of vital and reducible portions of the rat. *Growth* 6:151-161.
- 長沢 久充・尾崎 孝幸・吉岡 博俊・吉国 義明・榎本 宏・大幡 勝也 (1978)
Clofedanol hydrochloride (SK-74) の血清および肝脂質に及ぼす影響. *応用薬理* 15:905-913.
- Nakai, T., S. Yamada, T. Tamai, T. Kobayashi, T. Hayashi and R. Takeda (1979)
The effects of streptozotocin diabetes on hepatic triglyceride lipase activity in the rat. *Metabolism* 28:30-40.

- 中井 継彦 (1980) トリグリセリドリパーゼ：特に肝性トリグリセリドリパーゼの測定法とその意義. 臨床化学 9:30-43.
- 並河 澄 (1972) 肉牛の体脂肪(V) 3.屠体の価値と体脂肪和牛 22 No.3:22-33.
- Nestel,P.J.,W.Austin,and C.Foxman (1969) Lipoprotein lipase content and triglyceride fatty acid uptake in adipose tissue of rat of differing body weight. J.Lipid Res.10:383-387.
- Nestel,P.J.,A.Poyser,R.L.Hood,S.C.Mills,M.R.Willis,L.J.Cook and T.W.Scott (1978) The effect of dietary fat supplements on cholesterol metabolism in ruminants. J.Lipid Res.19:899-909.
- 西 昌 隆徳・佐藤 幸伸・川崎 勉・森 清一 (1986) 黒毛和種去勢牛の肥育過程における血清脂質成分の変動と屠体形質との関係. 肉用牛研究会報42:19-22.
- Noble,R.C.,M.L.Crouchman and J.H.Moore (1975) Synthesis of cholesterol esters in the plasma and liver of sheep. Lipids 10:790-799.
- Noble,R.C. (1978) Digestion,absorption and transport of lipids in ruminant animals. Prog.Lipid Res.17:55-91.
- Nuguteren,D.H. (1965) The enzymic chain elongation of fatty acids by rat-liver microsomes. Biochem.Biophys.Acta 106:280-290.
- 大武 由之・星野 得治・青木 孝・大金 武夫・大貫 正志・福森 護 (1975) 成長にともなう豚肉脂質の脂肪酸ならびにトリグリセリド組成の変化. 日畜会報 46:460-468.
- 岡田 光男・河上 尚美・小堤 恭平・橋原 旭男 (1975) ホルスタイン種去勢牛の体構成および枝肉構成における変化と黒毛和種との比較. 草地試研報 7:121-130.
- O'Kelly,J.C. (1968) Comparative studies of lipid metabolism in Zebu and British cattle in a tropical environment. II. Blood lipid levels of cattle on different diets. Aust.J.Biol.Sci.21:1025-1032.
- O'Kelly,J.C. (1972) Seasonal variation in the plasma lipids of genetically different types of cattle grazing steers. Comp.Biochem.Physiol.43B:283-294
- O'Kelly,J.C. (1973a) Changes in lipid metabolism in genetically different types of calves during chronic hyperthermia. Br.J.Nutr.30:211-220
- O'Kelly,J.C. (1973b) Seasonal variations in the plasma lipids of genetically different types of cattle:Steers on different diet. Comp.Biochem.Physiol.44A:303-312.
- O'Kelly,J.C. (1973c) Plasma lipid changes in genetically different types of cattle during hyperthermia. Comp.Biochem.Physiol.44A:313-320.
- 奥田 拓道・藤井 節郎 (1975) 脂肪細胞の生化学. 臨床科学 11:859-864.
- Olefsky,J.M. and G.M.Reaven (1975) Effects of age and obesity on insulin binding to isolated adipocytes. Endocrinology 96:1486-1498.
- Olefsky,J.M. (1977) Mechanism of decreased insulin responsiveness of large adipocytes. Endocrinology 100:1169-1177.

- 大野 公吉 (1973) 脂質代謝よりみた老化. 日本医師会雑誌 69:1210-1218.
- Otway, S. and D. S. Robinson (1967) The use of a non-ionic detergent (Triton WR 1339) to determine rates of triglyceride entry into the circulation of the rat under different physiological conditions. J. Physiol. 190:321-332.
- 小沢 忍・三橋 忠由・三津本 充 (1988) 黒毛和種去勢牛のノルアドレナリン刺激に対する血液成分の肥育に伴う変化. 日本畜産学会第80回大会講演要旨:194.
- 小沢 忍・三橋 忠由・三津本 充・甫立 孝一 (1989) 肥育牛の血中成長ホルモンおよびインシュリン濃度と枝肉構成成分との関係. 日本畜産学会第81回大会講演要旨:167.
- Ozutsumi, K., T. Kawanishi, K. Ito and T. Yamazaki (1983) Fatty acid composition in various depot fats of fattened Japanese black and Holstein steers. Jpn. J. Zootech. Sci. 54:470-475.
- Palmquist, D. L. (1976) A kinetic concept of lipid transport in ruminants: A review. J. Dairy Sci. 59:355-363.
- Palmquist, D. L. and W. Mattos (1978) Turnover of lipoproteins and transfer to milk fat of dietary (1-carbon-14) linoleic acid in lactating cows. J. Dairy Sci. 61:561-565.
- Payne, E. and C. J. Masters (1971) The in vivo incorporation of ¹⁴C-labelled fatty acids into ovine liver and omental adipose tissue. Int. J. Biochem. 2:623-643.
- Persico, P. A., G. M. Cerchio and H. Jeffay (1975) Glycerokinase in mammalian adipose tissue: Stimulation by lipogenic substances. Am. J. Physiol. 228:1868-1874.
- Pehrson, B. (1971) Studies of the blood lipid pattern in healthy dairy cows. Acta Vet. Scand. 12:230-242.
- Peters, J. P. (1986) Consequences of accelerated gain and growth hormone administration for lipid metabolism in growing beef steers. J. Nutr. 116:2490-2503.
- Pickens, M., W. E. Anderson and A. H. Smith (1940) The composition of gains made by rats on diets promoting different rates of gain. J. Nutr. 20:351-365.
- Pothoven, M. A. and D. C. Beitz (1973) Effect of adipose tissue site, animal weight, and long-term fasting on lipogenesis in the bovine. J. Nutr. 103:468-475.
- Pothoven, M. A., D. C. Beitz and A. Zimmerli (1974) Fatty acid composition of bovine adipose tissue and of in vitro lipogenesis. J. Nutr. 104:430-433.
- Pothoven, M. A., D. C. Beitz and J. H. Thornton (1975) Lipogenesis and lipolysis in adipose tissue of ad libitum and restricted-fed beef cattle during growth. J. Anim. 40:957-962.
- Pothoven, M. A. and D. C. Beitz (1975) Changes in fatty acid synthesis and lipogenic enzymes in adipose tissue from fasted and fasted-refed steers. J. Nutr. 105:1055-1061.

- Prigge, W.F. and F. Grande (1971)
Effects of glucagon, epinephrine and insulin on in vitro lipolysis of adipose tissue from mammals and birds.
Comp. Biochem. Physiol. 39B:69-82.
- Prior, R.L. (1978) Effect of level of feed intake on and acetate metabolism and lipogenesis in vivo in sheep.
J. Nutr. 108:926-935.
- Prior, R.L. and J.J. Jacobson (1979)
Effects of fasting and refeeding and intravenous glucose infusion on in vitro lipogenesis in bovine adipose tissue.
J. Nutr. 109:1279-1284.
- Puppione, D.L. (1978) Implications of unique features of blood lipid transport in the lactating cow. J. Dairy Sci. 61:651-659.
- Pyle, C.A., J.J. Bass, D.M. Duganzich and E. Payne (1977)
The fatty-acid composition of the subcutaneous brisket fat from steers obtained from Angus cows mated to 13 different beef breeds.
J. Agric. Sci. 89:571-574.
- Radloff, H.D., L.H. Schultz and W.G. Hoekstra (1966)
Relationship of plasma FFA to other blood components in ruminants under various physiological conditions. J. Dairy Sci. 49:179-182.
- Rao, D.R. and G.E. Hawkins (1976) Activity of lipoprotein lipase in adipose tissue from steers. J. Dairy Sci. 59:161-163.
- Raphael, B.C., P.S. Dimick and D.L. Puppione (1973)
Lipid characterization of bovine serum lipoproteins and lactation.
J. Dairy Sci. 56:1025-1032.
- Reardon, M.F., R.B. Goldrick and N.H. Fidge (1973)
Dependence of rates of lipolysis, esterification and free fatty acid release in isolated fat cells on age, cell size and nutritional state. J. Lipid Res. 14:319-326.
- Reid, I.M., R.A. Collins, G.D. Baird, C.J. Roberts and H.W. Symonds (1979)
Lipid production rates and the pathogenesis of fatty liver in fasted cows. J. Agric. Sci. 93:253-256.
- Robelin, J. (1981)
Cellularity of bovine adipose tissues: Developmental changes from 15 to 65 percent mature weight. J. Lipid Res. 22:452-457.
- Robertson, R.P., D.J. Gavareski, J.D. Henderson, D. Porte, Jr., and E.L. Bierman (1973) Accelerated triglyceride secretion: A metabolic consequence of obesity. J. Clin. Invest. 52:1620-1626.
- Roncari, D.A.K. and R.L.R. Van (1978)
Adipose tissue cellularity and obesity: New perspectives.
Clin. Invest. Med. 1:71-79.
- Rumsey, T.S., R.R. Oltjen, K.P. Bovard and B.M. Priode (1972)
Influence of widely diverse finishing regimens and breeding on depot fat composition in beef cattle. J. Anim. Sci. 35:1069-1075.
- Salans, L.B. and S.W. Cushman (1978)
Relationship of adiposity and diet to the abnormalities of carbohydrate metabolism in obesity. Adv. Mod. Nutr. 2:267-301.
- 佐々木 匡秀 (1964) オルトトリイジン-ホウ酸法による血糖超微量法 (オルトアミノピフェニール法およびオルトトリイジン法との比較検討) 臨床病理 12:434-437.

- 佐藤 博・常石 英作・滝本 勇治・西村 宏一 (1984)
肉牛の脂肪分解・耐糖能およびインスリン感受性の肥育に伴う変化。
日畜会報 55:82-86.
- Satoh, S., S. Inoue, M. Egawa, Y. Takamura and T. Murase (1985)
Increased triglyceride secretion rate and hyperinsulinaemia in
ventromedial hypothalamic lesioned rats in vivo.
Acta Endocrinol. 110:6-9.
- 沢崎 徹・加納 康彦 (1977)
肥育中期における血清脂質濃度と出荷時における枝肉歩留まりとの相関。
日畜会報 48:664-666.
- Schotz, M.C., A. Scanu and I.H. Page (1957) Effect of triton on
lipoprotein lipase of rat plasma. Am.J.Physiol. 188:399-402.
- Schultz, L.H. and W.J. Esdale (1971)
Triton-induced hyperlipidemia in goats under various physiological
conditions. J.Dairy Sci. 54:1173-1179.
- Schurr, P.E., J.R. Schultz and T.M. Parkinson (1972)
Triton-induced hyperlipidemia in rat as an animal model for
screening hypolipidemic drugs. Lipids 7:68-74.
- Scott, T.W. and L.J. Cook (1975)
Effect of dietary fat on lipid metabolism in ruminants. p510-523
in "Digestion and metabolism in the ruminants" (eds. McDonald, I.W.
and A.C.I. Warner) University of New England Publishing Unit,
Armidale, N.S.W. Australia.
- Scott, R.A. and R.L. Prior (1980)
Effects of dietary energy and biological type on lipogenic-related
enzymes in beef steers. J.Anim.Sci. 50:137-144.
- Scott, R.A., S.G. Cornelius and H.J. Mersmann (1981)
Fatty acid composition of adipose tissue from lean and obese swine
J.Anim.Sci. 53:977-981.
- 仙田 久芳・森田 二郎・山本 義雄・山下 正信 (1976)
肉牛の肥育過程における血清脂質量の変化と屠体成績との関係について。
鳥大農研報 28:73-83.
- Shaffer, L., J.D. Roussel and K.L. Koonce (1981)
Effects of age, temperature, season and breed on blood
characteristics of dairy cattle. J.Dairy Sci. 64:62-70.
- 四童子 好広・武藤 泰敏 (1979)
IV 脂質代謝研究法
2) 脂質の消化・吸収—とくにコレステロールの吸収について—
代謝 16:169-180.
- Sidhu, K.S., R.S. Emery, A.F. Parr and R.A. Merkel (1973)
Fat mobilizing lipase in relation to fatness in lambs.
J.Anim.Sci. 36:658-662.
- Sink, J.D., J.L. Watkins, J.H. Ziegler and R.C. Miller (1964)
Analysis of fat deposition in swine by gas-liquid chromatography.
J.Anim.Sci. 23:121-125.
- Smith, S.B., R.L. Prior, C.L. Ferrel and H.J. Mersmann (1984)
Interrelationships among diet, age, fat deposition and lipid
metabolism in growing steers. J.Nutr. 114:153-162.

- Smith, S.B., T. Jenkins and R.L. Prior (1987)
Carcass composition and adipose tissue metabolism in growing sheep
J. Anim. Sci. 65:1525-1530.
- Spray, C.M. and E.W. Widdowson (1950)
The effect of growth and development on the composition of mammals
Br. J. Nutr. 4:332-353.
- Stern, J.S., and M.R.C. Greenwood (1974)
A review of development adipose cellularity in man and animals.
Fed. Proc. 33:1952-1955.
- Stiles, J.W., A.A. Francendese and E.J. Masoro (1975)
Influence of age on size and number of fat cells in the epididymal depot. Am. J. Physiol. 229:1561-1568.
- Story, J.A. and D. Kritchevsky (1974) Cholesterol oxidation by rat liver preparations: Effect of age. Experientia 30:242-243.
- Story, J.A., S.A. Tepper and D. Kritchevsky (1976) Age-related changes in the lipid metabolism of Fisher 344 rats. Lipids 11:623-627.
- Sumida, D.M., D.W. Vogt, E.H. Cobb, I.I. Iwanaga and D. Reimer (1972)
Effect of breed type and feeding regime on fatty acid composition of certain bovine tissues. J. Anim. Sci. 35:1058-1063.
- 鈴木 範男 (1983) 血漿リポタンパクの種類. 「血漿リポタンパク」
(原一郎・植田信夫・赤沼安夫編) p9-20. 講談社, 東京.
- 竹下 潔・吉田 正三郎・田中 彰治・西村 宏一 (1975)
乳用種去勢牛の育成・肥育に伴う枝肉の構成に関する研究.
東北農試研究報告 50:99-111.
- 竹下 潔・吉田 正三郎・西村 宏一・常石 英作 (1981)
日本短角種去勢牛の育成・肥育に伴う体構成及び枝肉構成の変化.
東北農試研究報告 65:181-202.
- Tan, M.H., T. Sata and R.J. Havel (1977) The significance of lipoprotein lipase in rat skeletal muscles. J. Lipid Res. 18:363-370.
- Tanaka, K., I. Nakajima and H. Hayashi (1973) Effect of dietary supplement of stearic acid or safflower oil on the plasma lipids and milk fat in the cow. Jpn. J. Zootech. Sci. 44:165-173.
- 田中 桂一・窪田 礼子・重野 嘉吉 (1974)
子山羊の消化器官の発達にともなう脂質代謝の変化について.
岐阜大農研報 36:307-317.
- 田中 彰治 (1985)
肉用牛の蓄積脂肪並びに筋肉脂質に関する化学的研究.
第4報 皮下脂肪、筋間脂肪及び腹腔内脂肪の脂肪酸組成とその相互関係
臨農科学・食品の研究 34:A-91-A-102.
- Thompson, G.E. and K.F. Darling (1975)
The hepatic uptake of individual free fatty acids in sheep during noradrenaline infusion. Res. Vet. Sci. 18:325-327.
- Trenkle, A. and K.V. Kuhlemeir (1966)
Relationship of rumen volatile acids, blood glucose and plasma nonesterified fatty acids in sheep. J. Anim. Sci. 25:1111-1115.
- Trenkle, A. (1970) Plasma levels of growth hormone, insulin and plasma protein-bound iodine in finishing cattle.
J. Anim. Sci. 31:389-393.

- Trenkle, A. and D.G. Topel (1978) Relationships of some endocrine measurements to growth and carcass composition of cattle. *J. Anim. Sci.* 46:1604-1609.
- Truscott, T.G., J.D. Wood and H.R. Denny (1983a) Fat deposition in Hereford and Friesian steers. 2. Cellular development of the major fat depots. *J. Agric. Sci.* 100:271-276.
- Truscott, T.G., J.D. Wood, N.G. Gregory and I.C. Hart (1983b) Fat deposition in Hereford and Friesian steers. 3. Growth efficiency and fat mobilization. *J. Agric. Sci.* 100:277-284.
- Tumbleson, M.E. and D.P. Hutcheson (1971) Age related serum cholesterol, glucose and total bilirubin concentrations of female dairy cattle. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 138:1083-1085.
- Uchida, K., Y. Nomura, M. Kadowaki, H. Takase, K. Takano and N. Takeuchi (1978) Age-related changes in cholesterol and bile acid metabolism in rats. *J. Lipid Res.* 19:544-552.
- 浦田 武義・桜林 郁之介・河合 忠 (1979) 電気泳動によるリポ蛋白-脂質の分別定量法. 臨床検査 23:871-880.
- Vernon, R.G. (1980) Lipid metabolism in the adipose tissue of ruminant animals. *Prog. Lipid Res.* 19:23-106
- Vernon, R.G. (1986) The growth and metabolism of adipocytes. p67-83 in "Control and manipulation of animal growth." (eds. Buttery, P.J., N.B. Haynes and D.B. Lindsay) Butterworths, London.
- Wahle, K.W.J. (1974) Desaturation of long-chain fatty acids by tissue preparation of the sheep, rat and chicken. *Comp. Biochem. Physiol.* 48B:87-105.
- Waldman, R.C., G.G. Suess and V.H. Brungardt (1968) Fatty acids of certain bovine tissue and their association with growth, carcass and palatability traits. *J. Anim. Sci.* 27:632-635.
- Waldman, R.C., W.J. Tyler and V.H. Brungardt (1971) Changes in the carcass composition of Holstein steers associated with ration energy levels and growth. *J. Anim. Sci.* 32:611-619.
- West, C.E. and E.F. Annison (1964) Metabolism of palmitate in sheep. *Biochem. J.* 92:573-578.
- Whitehurst, G.B., D.C. Beitz, D. Cianzio and D.G. Topel (1981) Fatty acid synthesis from lactate in growing cattle. *J. Nutr.* 111:1454-1461.
- Woodside, W.F. and M. Heimberg (1978) The metabolism of oleic acid by the perfused rat liver in experimental diabetes induced by antiinsulin serum. *Metab. Clin. Exp.* 27:1763-1777.
- 山川 民夫 (1974) 脂肪酸. 「生化学実験講座 3 脂質の化学」(日本生化学編) p197-209. 東京化学同人, 東京.
- 山本 章 (1983) リポタンパク代謝の概括. 「血漿リポタンパク」(原一郎・植田信夫・赤沼安夫編) p93-101. 講談社, 東京.
- Yamamoto, M. and Y. Yamamura (1971) Changes of cholesterol metabolism in the aging rat. *Atherosclerosis* 13:365-374.
- 山村 卓 (1983) IDLとレムナントの代謝. 「血漿リポタンパク」(原一郎・植田信夫・赤沼安夫編) p112-120. 講談社, 東京.

- 山崎 敏雄・小沢 忍・塩谷 康生・加藤 国雄・福原 利一・西野 武蔵・
土屋 平四郎 (1972) 若齢去勢牛の肥育過程における体構成の発達に
関する研究. 中国農試報告 B 19:39-60.
- 吉村 豊信 (1986)
肉用牛における体脂肪構成脂質の化学的組成に関する研究.
学位論文. 京都大学.
- Yu, B.P., H.A. Bertrand and E.J. Massoro (1980)
Nutrition-aging influence of catecholamine-promoted lipolysis.
Metabolism 29:438-444.
- Zembayashi, M. and H. Dake (1979)
Effects of nutritional planes on the carcass fat production, its
distribution and internal fat production of fattening steers.
Jpn. J. Zootech. Sci. 50:392-401.
- 善林 明治・川島 良治・北川 政幸・中西 直人 (1978)
肉牛における肥育パターンの違いが飼料効率および肉質に及ぼす影響
—枝肉構成について—. 日本畜産学会第68回大会講演要旨: 28.
- 善林 明治 (1987a) 黒毛和種、日本短角種およびホルスタイン種去勢肥
育牛の枝肉組織の発達パターンと枝肉構成の差異. 日畜会報 58:301-308.
- 善林 明治 (1987b) 去勢肥育牛枝肉の組織構成とその特徴(2)
畜産の研究 41:1327-1334.
- Zinder, O., R. Arad and B. Shapiro (1967) Effect of cell size on the
metabolism of isolated fat cells. Isr. J. Med. Sci. 3:787-791.
- Zinder, O. and B. Shapiro (1971)
Effect of cell size on epinephrine- and ACTH-induced fatty acid
release from isolated fat cells. J. Lipid Res. 12:91-95.
- Zucker, L.M. (1972) Fat mobilization in vitro and in vivo the
genetically obese Zucker rat "fatty". J. Lipid Res. 13:234-243.